ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 75

4

АПРЕЛЬ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1990

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Зав. редакцией *И. Ю. Князева*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *В. В. Крайнева* и *Г. Н. Мартьянова*

Сдано в набор 9.01.90. Подписано к печати 20.04.90. М-34055. Формат бумаги 70×100[1]/16. Бумага № 1 офсетная. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 13.00. Усл. кр.-отт. 13.45. Уч.-изд. л. 15.60. Тираж 2291. Тип. зак. 21. Цена 1 р. 90 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 350-73-36.

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука».
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 582.26 : 581.5

Э. А. Штина

ПОЧВЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИНДИКАТОРЫ

E. A. SHTINA. SOIL ALGAE AS ECOLOGICAL INDICATORS

Экологический мониторинг — слежение за состоянием окружающей среды с помощью живых индикаторов — приобретает все большее значение в связи с многообразием и масштабами происходящих в природе изменений.

Использование биологических объектов имеет ряд преимуществ перед чисто техническими методами при оценке состояния природных ресурсов, и главное преимущество состоит в прямом ответе организма: стимулирующее или угнетающее воздействие оказывает на него изучаемый фактор. Водоросли давно известны как биоиндикаторы при оценке состояния вод. Большие перспективы открываются и в подобном использовании почвенных водорослей, хотя почва как среда обитания намного сложнее водной среды. По представлениям В. А. Ковды и Г. В. Добровольского, почва играет исключительную роль в биосфере, поскольку через нее идут все процессы обмена. Известное определение почвы как зеркала ландшафта, данное в свое время В. В. Докучаевым, в настоящее время может быть дополнено утверждением, что почва отражает все антропогенные изменения ландшафта (преобразования гидрологических сетей территории, изменения растительного покрова) и всевозможные загрязнения — химические, радиационные, биологические — как самой почвы, так и воздуха, и водоемов.

Почвенный мониторинг (Добровольский, 1986) предполагает в качестве критерия ранней диагностики неблагополучия учитывать состояние почвенной биоты. Разнообразный мир обитателей почвы отражает ее свойства: генезис, текущее состояние, характер использования, наличие загрязнения и т. п. Получил широкую известность «зоологический метод диагностики почв» (Гиляров, 1965).

Однако не меньшее значение в этом плане имеют почвенные водоросли, роль которых в биодиагностике была показана еще раньше. В статье, написанной во время войны и опубликованной в 1946 г., М. М. Голлербах писал о возможности использования водорослей в качестве показателей почвенного плодородия: «При точном установлении зависимостей между водорослями, населяющими почву, и почвенными условиями можно достичь таких результатов, когда нахождение в почве определенных видов водорослей будет являться показателем определенных почвенных условий, и в конечном счете, плодородия почвы» (Голлербах, 1946 : 408).

За прошедшие почти полвека в почвенной альгологии накопились обширные данные об индикаторных возможностях водорослей и определились следующие направления и основные методические приемы их использования.

1. Выявление приуроченности группировок водорослей к тем или иным почвам и протекающим в них почвообразовательным процессам, т. е. диагностика процессов почвообразования.

2. Оценка изменений, происходящих в почве под влиянием антропогенных факторов:

а) наблюдения изменений в составе и численности почвенных водорослей, отражающих нарушения почвенной среды;

б) использование определенных видов водорослей в качестве тест-объектов при анализе состояния почвы как в природных условиях, так и в модельных опытах.

Характеристика сообществ водорослей (альгосинузий и альгоценозов) складывается из тех же критериев, которые используются при описании фитоценозов (Голлербах, Штина, 1969): видовой состав, доминантные виды, встречаемость отдельных видов или групп водорослей, специфические виды, распределение водорослей в профиле почвы, количественные характеристики сообщества. Впоследствии (Штина, Голлербах, 1976а, б) к этим признакам добавилась структура жизненных форм водорослей.

В качестве биоиндикаторов водоросли имеют ряд преимуществ перед другими почвенными микроорганизмами: во-первых, они относительно легко идентифицируются до вида, что дает возможность анализа и сопоставления альгофлоры разных почв; во-вторых, они быстро реагируют на изменение почвенных условий; в-третьих, как фототрофы водоросли сходны с высшими растениями по реакции на состояние почвы; в-четвертых, культивирование водорослей отличается простотой и дешевизной. Использование водорослей облегчается и большим их разнообразием — на территории СССР обнаружено более 1500 видов, среди которых наряду с преобладающими эврибионтами есть и немало стенобионтов.

При оценке изменений почвенной среды обнаружились следующие закономерности (Штина, Некрасова, 1985). Изменение почвенных условий в пределах зоны толерантности основных видов сообщества изменяет численность водорослей, которая и может служить критерием ухудшения или улучшения условий жизни. При резких изменениях и переходе фактора в зону резистентности (по: Гапочка, 1981) наступают коренные изменения сообщества. В этих случаях критерием почвенных условий является видовой состав водорослей и соотношение их жизненных форм. Разнообразие воздействий обусловливает и разнообразие ответных реакций почвенной альгофлоры. Однако основные реакции следующие: 1) угнетение и выпадение некоторых групп водорослей; 2) полная замена одних группировок другими; 3) полное исчезновение водорослей, т. е. частичная стерилизация почвы.

Ниже излагаются некоторые итоги исследований по применению водорослей в оценке почв.

Группировки водорослей целинных почв

Уже первые подробные исследования почвенной альгофлоры (Голлербах, 1936, 1953; Мейер, 1937; Штина, 1959, и др.) обнаружили тесную связь водорослевых группировок с генетическими свойствами почв. В последующие годы на обширном фактическом материале (см. указатель: Делинская, Бороздина, 1983) показаны разнообразие водорослей в почвах и зависимость водорослевых группировок от определенных почвообразовательных процессов. Сообщества водорослей в каждой данной почве стабильны по флористическому составу, доминирующим видам, комплексам жизненных форм и наличию специфических видов, что позволяет рассматривать эти черты как дополнительные диагностические признаки почвы. Что касается численности и биомассы водорослей, то в каждой почве они очень динамичны в связи с сезонными факторами, включая состояние высших растений и активность различных альгофагов. Однако и здесь можно видеть определенные зональные закономерности: в одних зонах наблюдаются устойчивые или эфемерные поверхностные разрастания

водорослей, в других — только постоянные альгосинузии диффузного распространения в толще почвы.

Специфичность водорослевых группировок разных процессов почвообразования представляется в следующем виде.

Подзолообразовательный процесс: сравнительно простые альгосинузии с преобладанием зеленых и желтозеленых водорослей, ограниченное число видов и небольшая биомасса. Дерновый процесс: разнообразие видов всех систематических групп, интенсивное развитие азотфиксирующих синезеленых и мелких диатомей, распространение водорослей по всему дерновому горизонту и значительная биомасса. Болотный процесс: большое разнообразие зеленых, слабое развитие синезеленых, значительная примесь гидрофильных видов, особенно диатомовых, небольшая биомасса. Степной процесс: преобладание синезеленых и одноклеточных зеленых — убиквистов; в отдельные периоды — развитие на поверхности почвы «ностоко-сцитонемового ценоза». Солонцовый процесс: при сохранении основных черт альгосинузий зональных почв — более значительное развитие зеленых и особенно диатомовых водорослей. Осолодение: обилие зеленых (в том числе крупных нитчаток) и иногда диатомовых, слабое развитие синезеленых. Пустынный процесс (применительно к глинистым пустыням): сокращение разнообразия и численности зеленых и особенно желтозеленых, доминирование синезеленых из пор. *Oscillatoriales*. Первичное почвообразование характерно прежде всего поселением одноклеточных зеленых, позднее — синезеленых.

Окультуривание почвы резко изменяет почвенную альгофлору и стирает ее зональные особенности. Поэтому сообщества водорослей, характерные для данной зоны, обнаруживаются только в целинных почвах под естественными фитоценозами (табл. 1). В табл. 1, как и повсюду ниже, приводится число видов, многие из которых включают значительное число внутривидовых таксонов.

ТАБЛИЦА 1

Состав почвенных альгосинузий разных экосистем (по данным 1984 г.)

Экосистемы	Число видов, %					Общее число видов
	синезеленых	зеленых	желтозеленых	диатомовых	других отделов	
Тундровые	32.9	38.3	17.8	10.6	0.4	310
Лесные	23.7	42.9	24.1	9.3	—	420
Луговые	33.3	37.7	20.0	9.0	—	300
Болотные	23.5	40.2	16.1	18.2	2.0	591
Степные	41.0	38.8	17.2	3.0	—	232
Пустынные*	46.8	29.1	6.5	17.5	0.1	370
Всего в почвах СССР	29.3	38.3	12.4	17.9	2.1	1380

* Для Ирано-Туранской подобласти (Новичкова-Иванова, 1980).

Соотношение числа видов разных отделов, в частности синезеленых и зеленых, использовано для уточнения некоторых географических закономерностей. Так, по предложению Л. Н. Новичковой-Ивановой (1980), соотношение синезеленых и зеленых во флорах рассматривается как показатель аридности: чем больше перевес синезеленых, тем выше аридность (в материалах автора этот показатель колеблется от 3.6 : 1 до 1.9 : 1).

Несмотря на значительное число проведенных работ, это направление исследований не исчерпало себя. Однако, как отмечал Голлербах (1976 : 60), «чем точнее будут методы выявления видового состава водорослей в почвах и совершеннее методы анализа водорослевых группировок, тем все большее значение в почвенной диагностике станут приобретать альголого-флористические данные».

Из всего многообразия антропогенных воздействий на почву рассмотрим две группы: 1) сельскохозяйственное использование (окультуривание и плодородие почвы, применение удобрений, водная и химическая мелиорация и т. п.), 2) загрязнение почвы (сельскохозяйственное, техногенное, бытовое).

1. Сельскохозяйственное использование почвы. Как указано выше, освоение почв стирает зональные особенности их альгофлоры, и в пахотных почвах, разных по генезису, формируются сходные по составу альгосинузии, которые, однако, отражают уровень плодородия почвы. Идея использования водорослей для индикации плодородия почвы принадлежит Е. Е. Успенскому, который писал в 1933 г.: «Во всяком случае, можно так подобрать водоросли, что по их развитию можно правильно оценить текущее состояние и мобилизуемость запасов азота соответственно корням того или другого растения» (Успенский, 1963 : 19).

Позднее испытаны разные приемы использования водорослей («algal bioassay») в качестве индикаторов потребности почвы в удобрениях (см. обзор: Некрасова, 1972). Y. Tchan (1959; и др.) оценивал достоинство почвы по разрастанию спонтанной альгофлоры при помещении пробы почвы в питательный раствор. В других случаях (Cullimore, 1966, и др.) индикатором реакции растения на удобрение служила чистая культура водоросли (чаще всего видов *Chlorella*, *Stichococcus* или *Chlorhormidium*), вносимая в испытуемую почву. К. А. Некрасова (1969, 1972) разработала методику микровегетационного опыта, в котором водоросли выращивались на мембранных фильтрах, положенных на почву, и их рост оценивался по биомассе. Водоросли оказались тонкими индикаторами динамики питательных веществ в почве, особенно в том случае, когда в почве налицо дефицит того или иного элемента. Они могут указывать не только на дефицит биогенных элементов, но и на нарушения в соотношениях между ними. Однако в присутствии высших растений реакция водорослей зависит от выноса элементов питания высшими растениями, которые могут угнетать развитие водорослей (Некрасова, 1980, 1989).

В обзоре иностранных работ (Pipe, Shubert, 1984) для определения почвенного плодородия рекомендуются традиционные «стекла обрастания» или фильтры, положенные на испытуемую почву. В качестве индикаторного организма предлагается *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun.

В последнее время на первый план выходит токсикологический аспект применения удобрений, особенно их высоких доз. Так, Некрасова (1980) показала, что внесение в дерново-подзолистую почву больших доз сернокислого аммония ведет к выпадению из состава альгофлоры синезеленых азотфиксирующих водорослей (видов *Nostoc* и *Cylindrospermum*), которые в вариантах без внесения азотных удобрений были субдоминантами. В низинной торфяной почве при высоких дозах удобрений не только снизилась численность водорослей, но и произошла перестройка альгоценоза в сторону преобладания тех видов, которые относятся к жизненной форме Ch (*Chlorococcum*) и отличаются большой устойчивостью к экстремальным условиям (Некрасова, 1989). Токсическое действие высоких доз азотных удобрений показано в вегетационных опытах Л. С. Балезиной и А. Н. Третьяковой (1977), а в полевых условиях Е. М. Панкратовой с соавторами (1984). Как видно (табл. 2), под влиянием возрастающих доз азота (от 0 до 180 кг/га) происходит перегруппировка комплексов почвенных водорослей, в частности выпадение азотфиксирующих синезеленых: их максимум был по фону PK без азота. Авторы справедливо считают, что отсутствие азотфиксирующих синезеленых может быть индикатором перегрузки почвы азотными удобрениями. Вместе с тем при дозах азота более 120 кг/га отмечено снижение интенсивности фотосинтеза водорослей (Резник и др., 1988).

В условиях культурного луга (Рийс и др., 1986) некоторые азотфиксаторы

ТАБЛИЦА 2

Влияние азотных удобрений на количество водорослей в почве (по Панкратовой и др., 1984, с изменениями)

Варианты опыта	Численность водорослей, тыс. в 1 г почвы				
	одноклеточных зеленых	нитчатых зеленых	синезеленых	диатомовых	всего
Контроль (без удобрений)	76	60	254	15	405
$P_{120}K_{120}$ (фон)	138	3.5	629	14	781
Фон+N_{60}	107.5	117.5	94.5	14	335.5
Фон+N_{120}	256.5	552.5	57.5	18	884
Фон+N_{180}	175	731	—	22.5	928.5

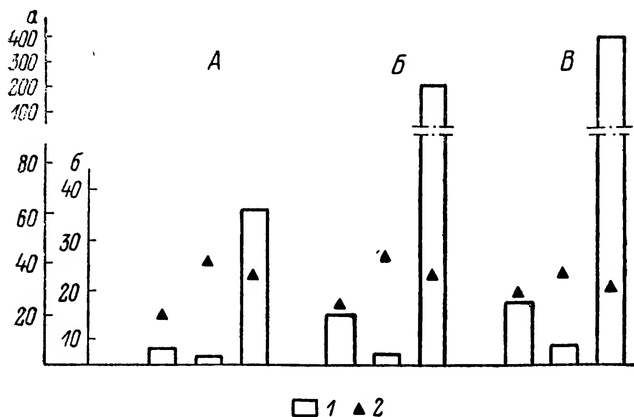
выдерживали более высокие дозы азота: *Anabaena* и *Cylindrospermum* — до 300 кг/га, а *Nostoc* sp. — до 400, хотя общая их численность была наибольшей без внесения азотных удобрений.

Химическая мелиорация — известкование и гипсование — тоже отражаются почвенными водорослями. Повышение pH после известкования приводит к существенному изменению состава водорослей. Наибольшее видовое разнообразие наблюдается в слабокислых или нейтральных почвах. В результате известкования не всегда возрастает численность клеток, но увеличивается относительное количество синезеленых и общее число видов. К сожалению, не проведены точные опыты по учету длительности действия известкования, где состав водорослей мог бы быть хорошим критерием. Но при мелиорации солонцов гипсом или серной кислотой, когда господствующие здесь синезеленые заменяются зелеными водорослями, В. В. Леонова (1978) предложила оценивать продолжительность действия мелиорантов по соотношению числа видов и количеству клеток синезеленых и зеленых водорослей. Изменения водного режима при мелиорации почв производят существенную перестройку альгофлоры. При орошении в почве некоторое время сохраняются заносимые водные формы, а увеличение влажности ведет к развитию влаголюбивых видов. Повышение численности водорослей при орошении, как правило, кратковременно. Четкую реакцию не только на водный режим, но и на весь комплекс почвенных свойств показали водоросли при осушительной мелиорации. Е. А. Бусыгина (1976) выявила группы водорослей, характеризующие режим осушаемых выработанных торфяников (глубину грунтовых вод и влажность торфа). Л. В. Кондаковой (1984) удалось показать влияние осушения и мелиоративного рыхления минеральной (дерново-перегнойной глееватой) почвы на состав и численность водорослей: в неосушенной почве обнаружено 52 вида, в осушенной нерыхленной — 66, в осушенной рыхленной — 76 видов; увеличение — в основном за счет зеленых и желтозеленых.

Как ни парадоксально, на первый взгляд, в осушенных почвах и численность водорослей была много выше, чем в неосушенной (см. рисунок). Таким образом, водоросли подтвердили положительный эффект осушительной мелиорации тяжелых почв.

2. В о д о р о с л и к а к и н д и к а т о р ы п р и о ц е н к е з а г р я з н е н и я п о ч в ы (альгоиндикация загрязнения почвы). Почва является одним из главных аккумуляторов всевозможных загрязнителей окружающей среды. В ней в той или иной степени накапливаются как специально вносимые ксенобиотики в виде различных агрохимикатов, так и вещества, попадающие из воздуха и водных потоков. Многие из них вызывают токсичность почвы.

2.1. Загрязнения, связанные с сельскохозяйственным производством. В настоящее время сельское хозяйство превратилось в мощный загрязнитель окру-



Численность водорослей в дерново-подзолистой глееватой почве (слой 0—5 см).

Почвы: *А* — неосушенная нерыхленная, *Б* — осушенная без рыхления, *В* — осушенная рыхленная. *1* — численность водорослей, *2* — влажность почвы. По оси ординат: *а* — численность водорослей, тыс. кл./г абс. сух. почвы; *б* — влажность почвы, %.

жающей среды благодаря нерациональному использованию агрохимикатов, сбросу стоков животноводческих комплексов, эрозии почв.

Из агрохимикатов главными являются минеральные удобрения, о которых сказано выше, и пестициды.

2.1.1. Пестициды привлекают особое внимание в связи с широким набором препаратов и высокой токсичностью ряда веществ. Проведены многочисленные исследования влияния пестицидов на водоросли (Круглов, 1972, 1984; Metting, 1981; Pipe, Shubert, 1984). Естественно, что наибольшее действие оказывают гербициды — препараты, направленные против зеленых растений. В обзорной работе Ю. В. Круглов (1984) называет почвенные водоросли мишенью действия гербицидов в почве. На этом основании разработаны альгологические методы определения сим-триазиновых гербицидов в почве (Круглов, 1970, 1972; Методические рекомендации. . ., 1981).

В использовании водорослей для индикации пестицидов и их фитотоксических метаболитов в воде и почве вырисовываются, по Круглову (1984), два подхода. В первом случае о характере и степени загрязнения почвы можно судить по структуре сообщества почвенных водорослей. «Выпадение» отдельных видов из сообщества, снижение индекса видового разнообразия говорят о загрязнении почвы. Второй путь основан на использовании отселекционированных высокочувствительных тест-культур микроскопических водорослей для определения остатков гербицидов в окружающей среде. Отобран ряд штаммов зеленых, желтозеленых и синезеленых водорослей. Гербициды действуют избирательно. Наибольший альгицидный эффект дали производные сим-триазина и фенилмочевины, которые ингибируют фотосинтетические процессы (Круглов, 1984).

По сводке Metting (1981), из 59 опытов с гербицидами, проведенных в почвах, в 35 водоросли угнетались, в 6 стимулировались, в 18 действия не было. Соответственно в культурах 120 опытов показали угнетение водорослей, 20 — стимуляцию, 31 — нейтральную реакцию. В опытах с фунгицидами 18 дали угнетение, 1 — положительный эффект и 5 — никакой реакции. Инсектициды в 10 опытах показали отрицательный результат, 3 — положительный, 13 — нейтральные результаты. Все испытанные фумиганты дали отрицательный эффект. Недавно предложен (Кабиров, Любина, 1988) способ оценки действия гербицидов с помощью нескольких индикаторных видов, входящих в состав сообществ почвенных водорослей: они учитываются на стеклах, положенных

ТАБЛИЦА 3

Влияние навозных стоков на почвенные водоросли (по Малышевой, 1988)

Группы водорослей	Число клеток, тыс. в 1 г абс. сух. почвы			
	торфяной		дерново-подзолистой	
	1	2	1	2
Синезеленые	143.4	595.8	3.6	304.5
Зеленые и желтозеленые	134.7	521.2	23.9	1319.2
Диатомовые	20.5	112.4	23.9	184.1
Всего	298.6	1229.4	51.4	1797.8

Примечание. 1 — почва без влияния стоков; 2 — почва под стоками.

на исследуемую почву с гербицидами, по трехбалльной шкале обилия. Показано, что производственные дозы испытанных гербицидов не оказывали альгостатического и альгицидного действия. Наиболее чувствительными к гербицидам оказались желтозеленые водоросли. Этот же метод предложен для скрининга (поиска и отбора) новых гербицидов (Круглов, 1984; Кабиров, 1986).

2.1.2. Органические удобрения могут быть либо естественным для природы возвратом вынесенных питательных веществ, либо загрязнителями почвы, в зависимости от их состава.

Так, стоки животноводческих комплексов (навозные стоки), образующиеся при погрешностях в уборке навоза, увеличивают массу водорослей (табл. 3) за счет интенсивного развития эврибионтных видов, содержащихся в «незагрязненной» почве и имеющих по шкале сапробности индексы α-мезополисапробности (Малышева, 1988).

Поскольку различия сравниваемых почв состояли преимущественно в различиях численности, а не состава водорослей, можно считать, что влияние навозных стоков лежит в пределах толерантности, т. е. термин «загрязнение» здесь в значительной мере условен.

2.1.3. Очень заманчиво использовать почвенные водоросли для токсикологической оценки так называемых нетрадиционных удобрений, т. е. различных отходов, часто токсических, которые пытаются внести в почву, поскольку иначе их некуда выбросить. Первые попытки такой оценки были сделаны А. Н. Третьяковой (Иванова и др., 1983). Исследовали действие промышленных отходов на видовой состав и численность водорослей и на урожай культур. Авторы нашли, что в ряде случаев численность и видовой состав водорослей в почве можно считать надежными параметрами для определения пригодности промышленных отходов к использованию в качестве удобрений и нормирования их доз. При внесении некоторых нетрадиционных удобрений в дерново-подзолистую почву (Штина, Атлавините, 1987) обнаружено угнетающее действие ила, содержащего коммунальные стоки г. Шяуляй, и компоста с городскими отходами на почвенные водоросли: при внесении ила общее число видов снизилось с 32 в контроле до 17, а в варианте с компостом — до 21 вида. Лигнинсодержащее удобрение, наоборот, увеличило число видов до 37. Показана реакция водорослей на полив промышленными сточными водами (Рийс и др., 1978): технологические сточные воды химического производства оказали депрессивное влияние на водоросли, продолжавшееся в зависимости от дозы и числа поливов до 1.5 лет.

Изменения состава водорослей в почве, поливаемой сточными водами заводов и бытовыми сточными водами, отмечает Н. П. Москвич (1976).

2.2. Альгоиндикация техногенного загрязнения почв.

2.2.1. Наиболее обширным является аэротехногенное загрязнение, при котором почва обогащается сернистым газом, тяжелыми металлами и другими токсикантами; оно хорошо индицируется почвенной альгофлорой, из которой исчезают прежде всего синезеленые и желтозеленые водоросли. В разных растительных зонах действие кислотных осадков проявляется с разной интенсивностью. Оно зависит от расстояния от источника загрязнения, розы ветров и наземной растительности. Особенно нарушаются альгосинузии травяных фитоценозов. На примере металлургического комбината в степной зоне установлено резкое сокращение видового разнообразия и численности водорослей и полное выпадение желтозеленых и синезеленых, т. е. превышение концентрации токсикантов за пределы зоны толерантности, в радиусе более 20 км от источников загрязнения. Только в одном направлении, куда ветер попадает 3 % дней в году, обнаружена типичная степная альгофлора с преобладанием синезеленых. В то же время геоботаники отметили целинную степную растительность во всех направлениях, т. е. водоросли оказались более чувствительными, очевидно, к подкислению верхних слоев почвы (Штина и др., 1984).

Не случайно ряд методов оценки экологических последствий кислотных дождей основан на использовании микроскопических водорослей (например, Рудкова, 1985).

Наряду с подкислением почвы до pH 3.4—3.6 в зоне влияния металлургических предприятий имеет место выпадение тяжелых металлов, в частности никеля и меди. В специальных полевых и лабораторных опытах (Евдокимова и др., 1988) изучено влияние разных доз никеля и меди на нативную альгофлору почв и на некоторые виды водорослей. Испытанные концентрации никеля и меди (от 0.01 до 1.0 %) встречаются в естественных почвах, подверженных длительному воздействию предприятий цветной металлургии. Даже самая низкая из испытанных доз никеля и меди подавляла альгофлору и снижала видовое разнообразие и численность водорослей. Как правило, медь была токсичнее никеля. Наиболее уязвимой группой водорослей оказались желтозеленые и синезеленые. В загрязненных почвах не появляется никаких новых видов, т. е. происходит деградация водорослевых сообществ. При изучении действия Норильского горнометаллургического комбината (Штина, 1986) выяснилось, что участки даже на расстоянии 150 км от Норильска не могут быть признаны контролем, в этих почвах альгофлора подавлена и представлена исключительно одноклеточными зелеными водорослями.

В комплексной оценке фитотоксичности почв в зоне влияния металлургического комбината (Кабиров, Черненькова, 1986) использованы как тест-культуры *Chlorhormidium flaccidum*, *Pleurochloris magna*, *Chlorella vulgaris*, рост которых оценивали по плотности суспензии.

Интересные данные о действии дымогазовых выбросов (включая SO_2 и фтор) алюминиевого завода приводит В. В. Мельникова (1986). Вне зоны влияния завода обнаружено 32 видовых и внутривидовых таксона водорослей, в том числе *Nostoc commune* и другие *Nostocales*, на участках завода — 19 таксонов, на открытых местах внутризаводской территории всего 2—4; особо подчеркивается отсутствие диатомовых и многих синезеленых, в том числе *Nostoc commune*. Показано на примере ряда видов уменьшение размеров клеток по мере приближения к источнику загрязнения и рекомендовано считать биоиндикаторами при оценке загрязнения почвы ингредиентами алюминиевого производства *Phormidium autumnale* и *Hantzschia amphioxys*.

В Аляскинской тундре показана (Atlas, Schofield, 1975) высокая чувствительность синезеленых водорослей к нефтяному загрязнению, сырому газу и содержанию SO_2 в воздухе. На воздушное загрязнение водоросль *Nostoc commune*

реагировала сильнее, чем лишайники. Таким образом, можно сказать, что почвенные водоросли являются такими же надежными биоиндикаторами состояния воздуха, как признанные индикаторы-лишайники.

2.2.2. Изучены локальные загрязнения, связанные с нефтедобычей: загрязнение сырой нефтью, буровыми растворами, засоление минерализованными сточными водами, а также образование техногенных арен на месте нефтедобычи (см. обзор: Штина, Некрасова, 1988).

При загрязнении почвы нефтью и нефтепродуктами и последующем ее самоочищении происходят очень существенные изменения в составе и численности водорослей. Индикационным признаком экстремальных условий является изменение видового состава (табл. 4). Свежее нефтяное загрязнение ингибирует

ТАБЛИЦА 4

Сравнение альгофлоры в дерново-подзолистых почвах, загрязненных при нефтедобыче (по Ельшиной, 1986)

Характеристика участка	Число видов водорослей				
	синезеленые	зеленые	желтозеленые	диатомовые	всего
Чистая почва	5	42	19	4	70
Загрязненная буровыми растворами	18	20	4	2	44
Загрязненная:					
сырой нефтью — 1 год	—	4	—	—	4
20 лет	3	20	4	3	30
сточными водами — 1 год	12	9	—	—	21
2 года	24	2	1	3	30
18 лет	12	13	8	16	49
пластовыми жидкостями	7	5	—	1	13

альгофлору. Степень подавления зависит, как показано в специальных экспериментах, от дозы загрязнителя и от степени сохранности почвенного и растительного покровов. Наиболее чувствительными к загрязнению нефтью оказались желтозеленые и диатомовые водоросли, почти полностью исчезнувшие даже при слабом загрязнении.

Как видно, сырая нефть является очень токсичной, и в первый год из водорослей остается 2—4 вида зеленых водорослей (в разных опытах). Даже через 20 лет сообщество водорослей далеко от восстановления, что говорит о длительности действия сырой нефти. Токсичны и пластовые жидкости. Минерализованные сточные воды вызывают сильное подщелачивание почвы, что ведет к резкому изменению водорослевых сообществ: на поверхности почвы образуются пласты синезеленых водорослей с доминированием *Microcoleus chthonoplastes*, похожие на такырные корочки (Голлербах и др., 1956), а сама дерново-подзолистая почва превращается в солончак. По мере последующего развития солончаков-солонцов уменьшается роль синезеленых и возрастает роль диатомовых, характерных для солонцов.

Т. А. Ельшина (1986) не только выделила черты водорослевых сообществ, характерных для разных этапов загрязнения и самоочищения почв при воздействии нефтедобычи, но и выявила виды водорослей, индицирующие определенные техногенные нарушения почвы.

Приведенные материалы о возможности альгоиндикации аэротехногенного и нефтяного загрязнения почв являются лишь отдельными примерами. Имеется немало других данных о реакциях водорослей на многообразные техногенные нарушения почв: на нарушения, связанные с угледобычей (Дорохова, 1989), на загрязнение почв поверхностно-активными веществами (Ханисламова и др., 1988), тяжелыми металлами (Pipe, Shubert, 1984), на состав грун-

тов различных промышленных отвалов (сводки: Неганова, 1972; Штина и др., 1985, и др.).

2.3. Альгоиндикация санитарного состояния почвы. Еще в 1927 г. Л. М. Горовец-Власова сделала попытку анализа водорослей загрязненных городских почв. Подробно изучила водоросли как показатели санитарного состояния почв г. Ворошиловграда Москвич (1973). Для почв населенных мест оказались характерными азотолюбивые зеленые и синезеленые водоросли, среди которых было много β- и α-мезосапробных форм. Автор дает списки видов, приуроченных к почвам разной степени загрязнения. Флора водорослей в городских почвах резко отличалась от альгофлоры целинной степной почвы. Если в последней желтозеленые составили 39.1 % видов, то в городских почвах — только 6 %. Общее разнообразие видов резко возросло, особенно за счет синезеленых и диатомовых. Увеличилась и численность клеток: наибольшей она была в почвах с наибольшей степенью органического загрязнения.

В последнее время с возрастанием загрязнения городской среды расширяется интерес и к водорослям городских почв.

В итоге представляется возможным дать предварительную схему альгоиндикации некоторых видов токсичности почвы, вызванной хозяйственной деятельностью (табл. 5).

ТАБЛИЦА 5

Группы водорослей, индицирующие загрязнение почв

Виды загрязнений	Синезеленые	Зеленые	Желтозеленые	Диатомовые
Бытовое загрязнение	+	0	—	+
Засоление	+	0	—	0
Нефтяное загрязнение	0	0	—	—
Подкисление «кислотными осадками»	—	0	—	0
Подкисление шахтными водами	—	0	—	+
Накопление металлов: Cu	—	—	—	—
Ni	—	0	—	—
Накопление пестицидов:				
гербициды	—	0	—	0
зооциды	0	+	—	+
Нетрадиционные удобрения:				
осадки городских сточных вод	—	0	—	0
бытовые отходы	—	0	—	0
Накопление цементной пыли	+	0	—	0
Поверхностно-активные вещества	—	0	—	—

Примечание. «+» — стимуляция; «—» — подавление; «0» — устойчивость.

При всем разнообразии откликов водорослей на различные загрязнения бросается в глаза поведение желтозеленых водорослей, которые первыми «выбиваются» из водорослевых сообществ при любом загрязнении почвы. Можно считать желтозеленые водоросли, особенно одноклеточные, показателями чистоты и здоровья почвы. Их исчезновение становится сигналом неблагополучия. Однако почвенные водоросли, как и другие споровые растения, используемые в криптоиндикации, имеют отмеченные Х. Х. Трассом (1986) слабые стороны, в частности: иногда состав водорослей указывает на степень общего загрязнения без дифференцировки отдельных поллютантов; индикаторные виды и сообщества, вероятно, не одинаково реагируют на загрязнения в разных климатических условиях.

Дальнейшее изучение экологии как отдельных видов почвенных водорослей, так и поведения их сообществ позволит разработать экспрессные и достаточно точные методы оценки техногенных воздействий на окружающую среду и по-

может установить критические дозы загрязнений. B. Whitton (1984) допускает использование водорослей в качестве индикаторов и мониторов, понимая под индикатором организм, который предполагает наличие или отсутствие определенной части окружающей среды, а под монитором — организм, который используется для количественной оценки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балезина Л. С., *Третьякова А. Н.* Влияние высоких доз минеральных удобрений на развитие почвенных водорослей // Развитие и значение водорослей в почвах Нечерноземной зоны. Пермь, 1977. С. 9—10 — *Бусыгина Е. А.* Развитие почвенных водорослей на мелиорированных торфяниках в зависимости от их водного режима: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1976. 19 с. — *Гапочка Л. Д.* Об адаптации водорослей. М.; Изд-во МГУ, 1981. 80 с. — *Гиляров М. С.* Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука, 1965. 276 с. — *Голлербах М. М.* К вопросу о составе и распространении водорослей в почвах // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 2. 1936. Вып. 3. С. 99—302. — *Голлербах М. М.* Современное состояние вопроса о роли водорослей в почве // Сб. науч. работ, выполненных в Ленинграде за три года Великой Отечественной войны (1941—1943). Л., 1946. С. 399—412. — *Голлербах М. М.* Роль водорослей в почвенных процессах // Тр. конф. по вопр. почв. микробиол. М., 1953. С. 98—108. — *Голлербах М. М.* Флористические методы в почвенно-альгологических исследованиях и их значение в биодиагностике почв // Биологическая диагностика почв. М.: Наука, 1976. С. 60—61. — *Голлербах М. М.*, *Новичкова Л. Н.*, *Сдобникова Н. В.* Водоросли такыров // Такыры Западной Туркмении и пути их с.-х. освоения. М.: Наука, 1956. С. 38—54. — *Голлербах М. М.*, *Штина Э. А.* Почвенные водоросли. Л.: Наука, 1969. 228 с. — *Горовец-Власова Л. М.* К вопросу о санитарном изучении городских почв (исследование почвы г. Днепропетровска) // Гигиена и эпидемиология. 1927. № 8. С. 11—21. — *Делинская Т. В.*, *Бороздина З. Н.* (сост.). Почвенные водоросли. Указатель литературы. Киров, 1983. 80 с. — *Добровольский Г. В.* Мониторинг и охрана почв // Почвоведение. 1986. № 12. С. 14—17. — *Дорохова М. Ф.* Формирование и значение группировок почвенных водорослей в условиях промышленного загрязнения (на примере угледобычи): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1989. 24 с. — *Евдокимова Г. А.*, *Мозгова Н. П.*, *Штина Э. А.* Исследование влияния тяжелых металлов на почвенные водоросли в связи с проблемой биомониторинга // Антропогенное воздействие на экосистемы Кольского Севера. Апатиты: Изд-во Кол. фил. АН СССР, 1988. С. 42—50. — *Ельшина Т. А.* Почвенные водоросли как индикаторы некоторых видов техногенного загрязнения почвы (на примере загрязнений, связанных с нефтедобычей): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук, Л., 1986. 18 с. — *Иванова Н. А.*, *Третьякова А. Н.*, *Балезина Л. С.*, *Зайцева И. И.* Диагностика загрязнения почв альгологическим методом // Бюл. Почв. ин-та им. В. В. Докучаева. М., 1983. Вып. 35. С. 72—77. — *Кабиров Р. Р.* Скрининг гербицидов с помощью почвенных водорослей // Скрининг в системе интенсификации научных исследований (Сб. тез. конф.). Уфа, 1986. С. 52—53. — *Кабиров Р. Р.*, *Любина С. В.* Способ оценки действия гербицидов на сообщества почвенных водорослей с помощью индикаторных видов // Агрохимия. 1988. № 3. С. 105—109. — *Кабиров Р. Р.*, *Черненькова Т. В.* Влияние загрязнения тяжелыми металлами на почвенные микроорганизмы и развитие проростков сосны и ели // Организмы, популяции и сообщества в экстремальных условиях: Тез. докл. М., 1986. С. 61—62. — *Кондакова Л. В.* Изменение сообществ почвенных водорослей при мелиорации дерново-подзолистых почв: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1984. 16 с. — *Круглов Ю. В.* Альгологический метод определения атразина в почве // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1970. № 1. С. 144—147. — *Круглов Ю. В.* Микроскопические водоросли как индикаторы на загрязнение почвы гербицидами // Методы изучения и практического использования почвенных водорослей. Киров: Изд-во с.-х. ин-та, 1972. С. 241—251. — *Круглов Ю. В.* Микробиологические аспекты применения гербицидов в сельском хозяйстве: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. 1984. 45 с. — *Леонова В. В.* Альгофлора почв засоленного ряда // Науч. тр. Омск. с.-х. ин-та. 1978. Т. 171. С. 14—19. — *Малышева О. А.* Водоросли как возможные показатели сапробности почвы. М., 1988. С. 62—66. Деп. в ВИНИТИ, № 6711—13ВВ. — *Мейер К. И.* Водоросли болотных почв долины р. Яхромы // Тр. Ботан. сада МГУ. 1937. Т. 1. С. 33—44. — *Мельникова В. В.* Почвенные водоросли как биоиндикаторы загрязнения почв дымогазовыми выбросами алюминиевого завода // Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. наук. 1986. № 3 (104). С. 17—20. — *Методические* рекомендации по оценке токсического действия пестицидов на микрофлору почвы. Л.: Изд-во ВНИИ с.-х. микробиологии, 1981. 42 с. — *Москвич Н. П.* Опыт использования водорослей при изучении санитарного состояния почв // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 3. С. 412—416. — *Москвич Н. П.* Альгологическая характеристика почв сельскохозяйственных полей орошения г. Ворошиловграда // Биологическая диагностика почв. М., 1976. С. 162—164. — *Неганова Л. Б.* Водоросли как индикаторы состояния промышленных отвалов // Методы изучения и практического использования почвенных водорослей. Киров: Изд-во с.-х. ин-та, 1972. С. 264—267. — *Некрасова К. А.* Использование зеленых водорослей в оценке обеспеченности почвы азотом //

Бот. журн. 1969. Т. 54, № 1. С. 118—120. — *Некрасова К. А.* Использование водорослей как индикаторов почвенного плодородия // Методы изучения и практического использования почвенных водорослей. Киров: Изд-во с.-х. ин-та, 1972. С. 257—263. — *Некрасова К. А.* Численность водорослей как показатель количества питательных веществ в почве // Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. М.: Наука, 1980. С. 85—91. — *Некрасова К. А.* Изменение видового состава и численности водорослей в системе удобрение—почва—растение // Почвоведение. 1989. № 5. С. 52—58. — *Новичкова-Иванова Л. Н.* Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-Гобийской пустынной области. М.: Наука, 1980. 225 с. — *Панкратова Е. М.*, *Домрачева Л. И.*, *Маркова Г. И.* и др. Биологическая оценка состояния почвы при разных дозах азотных удобрений // Тр. НИИСХ Северо-Востока. Киров, 1984. С. 111—114. — *Резник Е. Н.*, *Домрачева Л. И.*, *Панкратова Е. М.* Использование цианобактерий и некоторых зеленых микроводорослей для диагностики перегрузки почвы азотными удобрениями // Микробиол. методы защиты окр. среды: Тез. докл. Пущино, 1988. С. 159—160. — *Рийс Х. А.*, *Аксель М. Ю.*, *Тролль В. С.* О влиянии технологической сточной воды на динамику численности почвенных водорослей // Микробиологические основы повышения плодородия почв. Таллинн, 1978. С. 185—195. — *Рийс Х. А.*, *Рыыс О. О.*, *Лийв Я. Г.*, *Рааве Л. И.* Влияние возрастающих доз азотных удобрений на альгофлору почвы культурного луга // Микробиологические процессы в почвах и урожайность сельскохозяйственных культур. Вильнюс: Изд-во АН ЛитССР, 1986. С. 312—313. — *Рудкова А. А.* Использование одноклеточных водорослей для оценки экологических последствий воздействия кислотных дождей на почву // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеоиздат, 1985. Т. 7. С. 112—121. — *Трасс Х. Х.* Криптоиндикация — быстрый и дешевый метод определения степени загрязнения атмосферного воздуха // Изучение загрязнения окружающей природной среды и его влияния на биосферу. Л.: Гидрометеоиздат, 1986. С. 107—111. — *Успенский Е. Е.* Физико-химические условия среды как основы микробиологических процессов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 320 с. — *Ханисламова Г. М.*, *Кабиров Р. Р.*, *Хазипова Р. Х.* Поверхностно-активные вещества в наземных экосистемах. Уфа: Изд-во Башк. науч. центра УО АН СССР, 1988. 142 с. — *Штина Э. А.* Сообщества водорослей основных типов почв СССР и их диагностическое значение // Бот. журн. 1959. Т. 44, № 8. С. 1062—1074. — *Штина Э. А.* Почвенные водоросли как пионеры зарастания техногенных субстратов и индикаторы состояния нарушенных земель // Журн. общ. биологии. 1985. Т. 46. № 4. С. 435—443. — *Штина Э. А.* Влияние загрязнения воздуха на почвенные водоросли: Тез. докл. XI Всесоюз. симпоз. «Биологические проблемы Севера». Вып. 2. Якутск: Изд-во Якут. фил. АН СССР, 1986. С. 91—92. — *Штина Э. А.*, *Атлавините О. П.* Изменения почвенной альгофлоры под влиянием дождевых червей // Проблемы почвенной зоологии: Материалы докл. 9 Всесоюз. совещ. Тбилиси, 1987. С. 343. — *Штина Э. А.*, *Голлербах М. М.* Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976а. 144 с. — *Штина Э. А.*, *Голлербах М. М.* Почвенные водоросли как индикаторы генезиса в состоянии почвы // Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. М.: Наука, 1976б. С. 341—349. — *Штина Э. А.*, *Голлербах М. М.* Принципы и методы использования почвенных водорослей для биоиндикации // Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. М.: Изд-во МГУ, 1980. С. 75—84. — *Штина Э. А.*, *Неганова Л. Б.*, *Ельшина Т. А.* и др. Особенности почвенной альгофлоры в условиях техногенного загрязнения // Почвоведение. 1985. № 10. С. 97—106. — *Штина Э. А.*, *Некрасова К. А.* Реакция почвенных водорослей на антропогенные воздействия // Проблемы антропогенного воздействия на окружающую среду. М., 1985. С. 56—62. — *Штина Э. А.*, *Некрасова К. А.* Водоросли загрязненных нефтью почв // Восстановление нефтезагрязненных почвенных экосистем. М.: Наука, 1988. С. 57—81. — *Штина Э. А.*, *Шилова И. И.*, *Неганова Л. В.* Влияние дымо-газовой эмиссии на развитие водорослей в почве // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1984. № 5. С. 780—784. — *Atlas R. M.*, *Schofield E.* Responses of the lichens *Peltigera aphthosa* and *Cetraria nivalis* and the alga *Nostoc commune* to sulphur dioxide, natural gas and crude oil in Arctic Alaska // Astarte. 1975. Vol. 8, N 2. P. 53—60. — *Cullimore D. R.* A qualitative method of assessing the available nitrogen, potassium and phosphorus in the soil // J. Sci. Food a. Agr. 1966. Vol. 17, N 7. P. 321—323. — *Metting B.* The systematics and ecology of soil algae // The Botanical Rev. 1981. Vol. 47, N 2. P. 195—312. — *Pipe A. E.*, *Shubert L. E.* The use of algae as indicators of soil fertility // Algae as ecological indicators (Ed. L. E. Shubert). London: Acad. Press, 1984. P. 211—240. — *Tchan Y. T.* Study of soil algae. III. Bioassay of soil fertility by algae // Plant and Soil. 1959. Vol. 10, N 3. P. 220—232. — *Whitton B. A.* Algae as monitors of heavy metals in freshwaters // Algae as ecological indicators. (Ed. L. E. Shubert). London: Acad. Press, 1984. P. 241—280.

Кировский сельскохозяйственный институт.

Получено 10 X 1989.

SUMMARY

Soil algae have been used as ecological indicators for different purposes: 1. the diagnostics of soil-forming processes in different soils with the help of algae associations; 2. the indication of anthropogenic changes of soil properties; particularly in its agricultural utilization and in soil pollution (agricultural, technogenic, etc.) The preliminary scheme of algal indication of different types of soil pollution is presented.

УДК 582.26 : 581.526.323.3

К. Л. Виноградова

ПРОБЛЕМА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ У МОРСКИХ БЕНТОСНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

K. L. VINOGRADOVA. THE PROBLEM OF LIFE FORMS IN MARINE BENTHOS ALGAE

Проблема жизненных форм рассматривается применительно к морским *Chlorophyta*, *Phaeophyta*, *Rhodophyta*. Краткий обзор классификаций показывает, что жизненные формы у водорослей понимаются как совокупность приспособительных особенностей, при этом считается, что морфологию формирует среда. Изучение приспособлений не исчерпывает общебиологического содержания проблемы жизненных форм. Морфологические типы и конвергенцию нельзя рассматривать как результат приспособительной эволюции. Принцип, по которому морфологическое разнообразие можно упорядочить, исходя из экологии, следует искать в функциональной интерпретации морфологии. Водоросли можно разделить на несколько физиономических типов, каждый из которых объединяет виды с определенной величиной удельной площади поверхности слоевища, хотя и разной морфологии, и характеризуется своими продукционными особенностями. Такое деление, подобное делению высших растений на травы, кустарники и деревья, чрезвычайно важно в фитоценологическом аспекте с точки зрения функционирования экосистем шельфа.

Проблема жизненных форм в ботанике разрабатывается преимущественно на высших растениях и в относительно незначительной мере — на водорослях. Вместе с тем изучение низших растений, олицетворяющих начальные этапы эволюции, является весьма плодотворным с точки зрения познания закономерностей общебиологических явлений.

В настоящей статье обсуждается современное состояние проблемы жизненных форм у водорослей применительно к морским *Chlorophyta*, *Phaeophyta*, *Rhodophyta*. Поскольку водоросли — это множество самостоятельных филумов, имеющих разную степень морфологической дифференциации и населяющих все известные местообитания, обсуждение жизненных форм водорослей в целом сделало бы его слишком расплывчатым. Морские зеленые, бурые и красные водоросли составляют единую группу как многоклеточные, преимущественно макроскопические формы, обитающие и эволюционирующие в одной экологической нише. Это бентосные организмы, которые населяют верхние отделы шельфа и изучаются одними методами.

В группе морских водорослей-макрофитов наблюдается чрезвычайное многообразие морфологических и биологических особенностей. Здесь представлены водоросли микроскопических и гигантских размеров, имеющие вид нитей, пластин, листьев, корок, кустов, шаров и т. п. Нити могут быть разветвленными и простыми, стелющимися и прямостоячими, тонкими и грубыми, слизистыми, хрящеватыми, кожистыми. Они могут быть построены из одного, двух, нескольких, многих рядов клеток, быть полыми или заполненными дифференцированными тканями. Имеется большая группа обызвествленных форм коркового, кораллоподобного, грубонитевидного строения. Любая внешняя форма слоевища может достигаться через разнообразное анатомическое строение. Водоросли-макрофиты характеризуются разной продолжительностью

жизни: от нескольких недель до нескольких десятков лет; они имеют сложный и многообразный жизненный цикл, в котором половая и бесполая формы развития существуют отдельно или развиваются одна на другой, при этом они поочередно сменяют друг друга или каждая из форм в течение ряда поколений воспроизводит себя; одна из форм развития может редуцироваться. Характерны как изоморфная, так и гетероморфная смены форм развития. Интересно отметить, что все это многообразие морфологических и биологических типов существует в среде, которая по сравнению с наземной является намного более однородной. Основными факторами, определяющими жизнедеятельность водорослей и их распределение в пространстве и во времени, являются температура воды, свет, гидродинамический фактор, биогены, характер грунта, ледовый режим, стресс со стороны фитофагов. Очевидно, что форма слоевища и ритм развития приспособлены к определенным условиям. Например, в местах, где сказывается истирающее действие льда и где грунты подвергаются перемещениям, встречаются водоросли с коротким жизненным циклом — сезонные формы, эфемеры. В защищенных от прибоя местах развиваются крупные, широкопластинчатые формы, на прибое — мелкие, узкопластинчатые. Сильная радиация, действие океанических волн и наличие большого количества фитофагов приводят к особому облику водорослей на тропической литорали. Для нее характерны водоросли мелкие, грубой хрящеватой фактуры, обильно разветвленные, стелющиеся, с большим количеством разнообразных присосок, крючковатых веточек. Тесно переплетаясь, эпифитируя, они образуют войлокообразные маты. Такая форма роста помогает удерживать влагу при сильной инсоляции, противостоять прибою и выеданию фитофагами. На песчаных грунтах обитают водоросли с сильно развитой ризоидной системой. Для тропических водорослей более свойствен изоморфный жизненный цикл, для водорослей, обитающих в умеренных и холодных водах, — гетероморфный, что связано с сезонной сменой условий в последних.

Многообразие форм слоевища водорослей, которое сочетается с хорошо выраженной конвергенцией, приспособленность водорослей к условиям среды, естественно привели к попыткам упорядочить это многообразие, свести его к немногочисленным типам и дать им экологическое объяснение. Так возникло понятие о жизненных формах у водорослей. Его разработка сводилась фактически к созданию многочисленных классификаций, при этом сущность понятия, принципы выделения жизненных форм у водорослей специально не обсуждались.

Одной из первых попыток выделения жизненных форм у водорослей можно считать схему морфологических типов,которую предложил F. Oltmanns (1905). Он сгруппировал бентосные водоросли в 8 типов — кустистые и древовидные, плетевидные, листовидные, мешковидные и т. п. В отдельную группу он объединил мелкие эпифиты, эндофиты, паразиты разного строения. (Подробное изложение многих классификаций можно найти в статье Ю. Е. Петрова, 1974). Считая, что между внешней формой слоевища и условиями жизни водорослей существует причинная связь, он рассматривал выделенные типы как приспособительные, важное значение придавая таким факторам, как свет и подвижность воды. Так, кустистая форма объяснялась влиянием света, плетевидная форма рассматривалась как приспособление к подвижной воде. В этой схеме каждая группа оказалась слишком пестрой и не обладала внутренним единством, вместив в себя водоросли разного размера, разного анатомического строения. Например, к корковым водорослям были отнесены и микроскопические эпифиты и крупные литофиты, к листовидным — тонкопластинчатые, из 1—2 слоев клеток (*Ulva*, *Monostroma*), и крупные ламинариевые тканевого строения.

G. Funk (1927) предложил систему жизненных форм, использовав в качестве основного критерия размеры слоевища водорослей. Он выделил следующие группы: 1 — крупные водоросли (Tange или seaweeds), 2 — известковые

водоросли (Kalkalgen), 3 — тонкие водоросли небольшого размера (Feinalgen), 4 — микроскопические водоросли менее 1 см (Kleinalgen). Каждая из этих групп в свою очередь подразделялась на многочисленные подгруппы как по размерам, так и по форме слоевища. Эта схема оказалась удобной для характеристики растительности Неаполитанского залива, на основе которой она была разработана, однако отсутствие общего принципа при выделении морфологических типов допускало их неоднозначное толкование и затрудняло более широкое использование системы.

Схема морфологического разнообразия, которую предложил T. Gislen (1930), представляет собой более упорядоченную схему Oltmanns. В ней 3 основные группы: Crustida — корковые известковые и неизвестковые; Corallida — известковые, за исключением корковых; Silvida — неизвестковые. В последней группе выделяются Magnosilvida (формы более 10 см дл.) и Parvosilvida (формы менее 10 см дл.). Самая многочисленная группа — Magnosilvida — включает 9 морфологических типов.

Указанные схемы строились на морфологической основе. Попытка использовать экологический критерий при выделении жизненных форм характерна для схемы W. Setchell (1924), созданной в результате изучения водорослей Самоа. Все водоросли Setchell делит по отношению к солнечной радиации на гелиофилы и гелиофобы, при выделении более мелких групп использовано несколько критериев. В этой схеме имеются такие группы, как «растущие в гротах», «гибкие водоросли, растущие в подвижной воде», шнуровидные, стелющиеся, известковые, эндофиты и т. п. Иными словами, группы оказываются несопоставимыми, некоторые из них вообще не несут информацию о самих водорослях.

Считая, что нельзя удовлетворительно охарактеризовать жизненные формы по морфологии, так как форма слоевища водорослей настолько многообразна, что уложить ее, даже учитывая конвергенцию, в ограниченное количество типов чрезвычайно трудно, J. Feldmann (1937), используя принцип Раункиера, создал классификацию биологических типов бентосных водорослей на основе продолжительности жизни и способа переживания неблагоприятных условий. В варианте, опубликованном в 1966 г., система Feldmann выглядит следующим образом.

Однолетние водоросли

Эфемерофиты — виды, встречающиеся в течение всего года в результате последовательной смены поколений, стадии покоя нет.

Эклипсиофиты — часть года вегетируют в микроскопической форме.

Гипнофиты — неблагоприятный период переживают в стадии покоя.

Многолетние водоросли

Водоросли, у которых многолетним является все слоевище

Фанерофиты — виды, имеющие вертикальный таллом.

Хамефиты — виды, имеющие корковое слоевище.

Водоросли, у которых многолетней является часть слоевища

Гемифанерофиты — виды, у которых сохраняется часть вертикального слоевища.

Гемикриптофиты — виды, у которых сохраняется базальная часть слоевища.

Схема Feldmann привлекает тем, что она логически выдержана, что в ней сделан акцент на такую важную сторону биологии, как продолжительность жизни и способ переживания неблагоприятных условий. С ее помощью можно в определенной мере характеризовать растительность в связи с местообитанием и интерпретировать продукционные свойства фитобентоса. Так, в умеренных

морях экстремальные биотопы — супралитораль или нижнюю сублитораль — населяют хамефиты, среднюю литораль — фанерофиты, верхнюю сублитораль — гемифанерофиты. Вместе с тем эту классификацию характеризуют некоторая неопределенность групп и недостаточно полное отражение биологии водорослей, поэтому многие виды не находят в ней своего места. Эта система оказалась наиболее популярной и положила начало серии подобных классификаций (Chapman, 1962; Katada, 1963; Петров, 1974; Chapman, Chapman, 1976).

Петров (1974) рассматривал жизненные формы как различные проявления адаптации к определенным экологическим факторам. Так, гидродинамический фактор определяет размеры и форму слоевища, истирающее действие льда влияет на размеры слоевища, а также на наличие обызвествленных форм и микроскопических стадий в цикле развития, фитофаги способствуют развитию известковых форм и форм с микроскопическими стадиями развития. Кроме того, разнообразие морфологических и размерных типов слоевища Петров связывает с достижением максимальной поверхности слоевища, что обеспечивает фотосинтез и извлечение биогенных элементов. По форме слоевища он выделяет 6 форм — корковую, шаровидную, шнуровидную, пластинчатую, кустистую, коралловидную; по размерам слоевища — 7 форм. В результате система Петрова представляет собой систему Feldmann, дополненную признаками морфологии. Например, в ней можно найти не просто гемифанерофиты, а гемифанерофиты известковые и неизвестковые, кустистые и пластинчатые и т. п.

V. Chapman и D. Chapman (1976), стремясь к созданию всеобъемлющей системы, в которой нашли бы место все группы водорослей и все формы приспособлений, усложняют систему Feldmann. По признаку обызвествления все водоросли они делят на 2 серии. Далее известковые водоросли делятся на 4 группы по морфологии слоевища. Неизвестковые включают 16 групп, выделенных с учетом образа жизни, морфологии, продолжительности жизни и т. д.

Из анализа существующих классификаций можно составить представление о том, какой смысл вкладывается в понятие жизненных форм у водорослей. Возникнув как морфологическое, оно постепенно усложнялось и становилось понятием морфолого-биолого-экологическим, которое включало в себя различные аспекты жизни водорослей как отражение влияния различных факторов среды. Все существующие классификации в определенной мере эклектичны, так как пытаются вместить в себя различные, часто плохо сопоставимые критерии. Они носят частный характер, так как, с одной стороны, сгруппировать огромное многообразие морфологических и биологических типов фактически невозможно, с другой — формы приспособления чрезвычайно многообразны. Приспособление проявляется не только в морфологии, размерах, продолжительности жизни, но и в возрастных состояниях, характере роста, интенсивности размножения, соотношении вегетативного, бесполого, полового размножения и т. п. Поэтому существующие классификации, пытаясь отразить приспособление водорослей к среде, оказываются каждый раз недостаточно информативными, затруднительными для использования, требуют дополнений, изменений в зависимости от конкретного материала. Становится ясно, что последующее создание классификаций при тех же подходах неперспективно, так как не приведет к их кардинальному улучшению. Причина заключается в том, что, понимая под жизненными формами совокупность приспособительных особенностей, создать систему, которая сумела бы охватить все аспекты приспособления водорослей и сгруппировать все многообразие морфологических и биологических типов таким образом, чтобы каждый таксон нашел в ней свое место, фактически невозможно. Теоретически такую систему можно представить только как густую, сложно переплетенную сеть с многосторонними связями в результате комбинирования признаков. Очевидно, что при таком подходе каждый вид представляет собой «неповторимую жизненную форму как систему морфофизиологических признаков и свойств, контролируемых в онто-

генезе экологией местообитания» (Голубев, 1973 : 4). Существующие классификации правильнее рассматривать как типологические схемы. Если ставить перед собой задачу познания многообразия приспособлений водорослей к среде, целесообразно пойти по пути усовершенствования таких схем, создания типологических схем различных признаков. Основная трудность проблемы сведется тогда к выявлению существенных признаков и адекватному отражению многообразия проявления того или иного признака. В зависимости от задач исследования можно использовать ту или иную схему или сразу несколько схем. Такой дифференцированный подход считал целесообразным M. Katada (Katada, 1963; Katada, Satomi, 1975), который предложил две системы: одну, построенную по принципу системы Feldmann, другую — как современную модификацию системы Funk.

Изучение приспособлений не исчерпывает содержания проблемы жизненных форм и не может отразить ее общебиологического значения. При слишком широком понимании жизненной формы смысл проблемы теряется. Если, вернув жизненной форме первоначальный смысл, рассматривать ее как морфолого-экологическую категорию, то в этом случае общебиологический интерес представляет вопрос о связи морфогенеза с экологией и определение принципа, по которому суть жизненной стратегии водорослей отражается в морфологии.

Привычно жизненные формы водорослей понимались как «совокупность морфологически и экологически сходных организмов» (Петров, 1974 : 19), т. е. подразумевалось, что обитание в сходных условиях дает сходную морфологию. Применительно к высшим растениям так же признается формирующая роль среды: «Одни и те же условия среды из разного филогенетического материала путем отбора создают одну и ту же экобиоморфу или близкие экобиоморфы» (Лавренко, Свешникова, 1965 : 261). Конечно, вряд ли можно отрицать связь облика водорослей с условиями обитания. Легко заметить, например, что пластины видов *Laminaria* в кутах бухт имеют широкопластинчатую форму, на прибойных местах — ремневидную; кустистые виды на мысах низкорослые, а в защищенных местах — до нескольких метров длины и т. п. Однако в целом такой подход к пониманию жизненной формы у водорослей представляется упрощенным. Морфологические типы и конвергенцию нельзя рассматривать как результат приспособительной эволюции. Нетрудно видеть, что морфологическое разнообразие морских водорослей чрезвычайно велико, вместе с тем среда, в которой они эволюционируют, относительно однообразна. Распределение морфологических типов не соответствует распределению местообитаний. В одном микроместообитании можно встретить набор морфологических типов. Корковые, кустистые, пластинчатые, известковые, крупные и мелкие водоросли обычно произрастают рядом. И наоборот, один и тот же морфологический тип оказывается характерным для заведомо различных местообитаний. В наиболее явно выраженной форме это проявляется, когда один вид произрастает в разных условиях. Следует отметить, что для водорослей весьма характерны виды с широкой экологической амплитудой. Наличие конвергирующих форм недостаточно объяснить произрастанием в сходных условиях (тогда каждому местообитанию соответствовала бы определенная экобиоморфа). Многообразие формы у водорослей, также как весьма характерная для них конвергенция формы слоевища, подчиняется более глубоким общим законам морфологической эволюции. При этом излишняя «экологизация» морфогенеза затушевывает самостоятельное значение морфологических закономерностей эволюции, познание которых представляет огромный общебиологический интерес. На водорослях легко проследить, что диапазон морфологического разнообразия ограничивается логически возможными вариантами. Например, многоклеточные формы донных водорослей во многих группах произошли от клетки, осевшей на дно. Логически допустимые варианты развития такой клетки будут зависеть от количества плоскостей деления и их расположения. В результате можно ожидать

образование однорядной вертикальной нити, стелющейся однорядной нити, в свою очередь разветвленной и не разветвленной, дисковидной структуры, разнонитчатой структуры и т. д. Все эти варианты имеются в природе. Развитие однорядной вертикальной нити можно представить как двухрядную и многорядную нить, как трубку, как однослойную пластину, двухслойную, многослойную пластину в зависимости от возможных вариантов в расположении плоскостей деления. Все эти варианты также имеются в природе, встречаясь в пределах одного таксона. Объяснить их появление непосредственным влиянием условий нельзя. Скорее можно говорить о том, что возникшие типы находят или не находят место в природе, т. е. оказываются в разной мере адаптированными к условиям абиотической и биотической среды, и тогда некоторые из них получают преимущественное развитие. Иными словами, морфологическое разнообразие приспосабливается к среде, но не формируется ею.

В поисках основного принципа, по которому бесконечное морфологическое разнообразие можно упорядочить исходя из экологии, целесообразно обратиться к функциональной интерпретации морфологии. Адаптационная стратегия водорослей складывается в результате взаимодействия физиологии, морфологии и экологии. Водоросли — слоевцовые организмы, у которых метаболизм осуществляется всей поверхностью слоевища. Фотосинтез и продуктивность водорослей непосредственно связаны с площадью поверхности слоевища, отнесенной к объему или массе.

В последнее время все большее развитие в морской альгологии получают исследования функциональной морфологии водорослей (Littler, 1980, 1981; Littler, Arnold, 1980, 1982; Littler, Littler, 1980, 1984; Хайлов, Парчевский, 1983), в которых связь функционирования водорослей, и прежде всего их продукционных свойств, с морфологией рассматривается через такой показатель, как площадь поверхности слоевища. Результаты этих исследований позволяют говорить о наличии определенных «функциональных групп». Иными словами, все водоросли можно сгруппировать в несколько физиономических типов, каждый из которых объединяет водоросли с определенной величиной удельной поверхности слоевища, хотя и разной морфологии, и характеризуется своими продукционными особенностями. На основании накопленных данных можно выделить в качестве функциональных групп тонконитчатые, тонколистовидные, грубоцилиндрические, толстопластинчатые, членистые известковые, корковые формы. Каждая из этих групп достаточно разнообразна по внешней форме входящих в нее представителей. Теоретически, если иметь данные по удельной поверхности всех видов водорослей, то их можно было бы классифицировать по самой этой величине. Роль функциональных групп в донной растительности велика. Так, тонконитчатые и тонколистовидные формы обладают большой удельной поверхностью, высокой продукционной способностью, но малыми биомассами. При этом в большинстве своем они представлены водорослями мелких размеров с коротким жизненным циклом. Они являются важными компонентами любого сообщества, но доминируют в неустойчивых сообществах на начальных стадиях сукцессии. Наоборот, грубоцилиндрические, толстопластинчатые, известковые формы имеют меньшую удельную поверхность слоевища, низкий фотосинтез, но большие биомассы. Среди них преобладают крупноталломные формы с длительным жизненным циклом. Эти водоросли доминируют в климаксных сообществах. Сочетание различных функциональных групп в сообществах обеспечивает стабильность и сбалансированность функционирования донных экосистем. В условиях антропогенного эвтрофирования крупноталломные водоросли, обладающие низкой интенсивностью углеродного обмена, оказываются в более угнетенном состоянии, чем мелкоталломные, у которых при интенсивном углеродном обмене наибольшая величина интенсивности фотосинтеза наблюдается при более высокой степени эвтрофирования. Эти различия позволяют сообществу в целом адаптироваться

к эвтрофированию за счет усиленного развития мелкоталломных эпифитов (Завалко, 1985).

Если обратиться к рассмотренным выше классификациям жизненных форм у водорослей, то функциональной трактовке жизненных форм наиболее соответствует выделение размерных групп водорослей, в частности система, которую предложил Funk (1927).

Понимая жизненные формы бентосных морских водорослей-макрофитов как физиономические типы со своими функциональными особенностями, можно провести аналогию с жизненными формами наземных растений, уподобив мелкоталломные формы травам, крупноталломные — кустарникам или даже деревьям. Таким образом, наиболее плодотворным представляется рассмотрение проблемы жизненных форм у водорослей в фитоценологическом аспекте.

Вопрос об эволюции жизненных форм цветковых растений является важной составной частью проблемы жизненных форм и активно обсуждается в литературе. Большое значение придается изучению изменений биоморфологических структур в пределах таксонов на основе филогенетической систематики и построения морфогенетических рядов (см.: Серебрякова, 1972; Голубев, 1973, и др. Поскольку таких работ много и они известны ботаникам, здесь они не перечисляются). Исследования по эволюции жизненных форм у водорослей фактически отсутствуют.

Сложность вопроса об эволюции жизненных форм водорослей состоит в слишком широкой трактовке этого понятия. Если понимать под жизненной формой комплекс приспособительных особенностей, то ставить вопрос об их эволюции неправомочно, так как он сведется к вопросу об эволюции видов. При морфолого-экологической трактовке жизненных форм изучение их эволюции сводится к морфогенетическим исследованиям. Однако рассмотрение эволюции морфологических структур в рамках проблемы жизненных форм нельзя считать плодотворным, так как акцент на экологическое объяснение морфогенеза сужает проблему морфологической эволюции. Говорить об эволюции формы в связи с экологией вне зависимости от филогении — значит, допустить эволюцию, т. е. направленное изменение условий среды. И наконец, построение морфогенетических рядов далеко не всегда отражает реальные пути изменений морфологических структур. Метод морфогенетических рядов имеет достаточно широкое распространение в систематике водорослей. Многие эволюционно-морфологические построения исходят из попыток вывести многообразие морфологических типов из одного исходного и представить это многообразие результатом последовательной смены одного типа другим. Сравнительное изучение водорослей заставляет признать, что такие попытки зачастую являются субъективными и отражают не эволюционную, а всего лишь логическую последовательность. Меняя отдельные члены последовательного морфологического ряда местами, можно составить несколько его вариантов, имеющих одинаковую степень достоверности. Имеется множество примеров, когда приходится признать вероятность независимого возникновения разнообразия однозначных структур и таксонов, т. е. когда вначале возникает множество, члены которого в ходе эволюции, оказываясь адаптированными более или менее, получают неодинаковое развитие.

Если понимать жизненные формы как физиономические типы, то, учитывая, что мелкоталломные тонконитчатые формы являются пионерами растительности, развиваются на начальных стадиях формирования сообществ и при этом представляют собой наиболее примитивные таксоны в каждом из отделов бентосных водорослей-макрофитов, в определенной мере можно говорить о том, что они явились первичными по отношению к водорослям с грубым и крупным слоевищем. Однако такое направление эволюции не является единственным. Несомненно, что селекция шла в разных направлениях — в направлении образования тонконитчатых форм (среди них много представителей и высокоор-

ганизованных групп) с интенсивным углеродным обменом и образования крупноталломных форм с более низким углеродным обменом, но имеющих другие преимущества, обеспечивающие функционирование и стабильность экосистем шельфа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубев В. Н. К проблеме эволюции жизненных форм растений // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 1. С. 3—10. — *Завалко С. Е.* Множественная стабилизация параметров синузии «базифит—эпифит» в морской экосистеме с антропогенным эвтрофированием (экология и прикладные аспекты): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Севастополь, 1985. 27 с. — *Лавренко Е. М., Свешникова В. М.* О синтетическом изучении жизненных форм на примере степных дерновинных злаков // Журн. общ. биологии. 1965. Т. 26, № 3. С. 261—275. — *Петров Ю. Е.* Принципы выделения жизненных форм у морских водорослей // Нов. сист. низш. раст. 1974. Т. 11. С. 19—28. — *Серебрякова Т. Н.* Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Сер. ботаника. 1972. Т. 1. С. 84—169. — *Хайлов К. М., Парчевский В. П.* Иерархическая регуляция структуры и функций морских растений. Киев: Наук. думка, 1983. 253 с. — *Chapman V. J.* The algae. London: Macmillan and Co Ltd, 1962. P. 438—443. — *Chapman V. J., Chapman D. J.* Life forms in the algae // Bot. Marina. 1976. Vol. 19, fasc. 2. P. 65—74. — *Feldmann J.* Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. La côte des Albères // Rev. algolog. 1937. T. 10, fasc. 1. P. 1—339. — *Feldmann J.* Les types biologiques d'Algues marines benthiques // Bull. Soc. Bot. France. 1966. Mémoires. P. 45—60. — *Funk G.* Die Algenvegetation des Golfs von Neapel nach neueren okologischen Untersuchungen // Publ. Staz. Zool. Napoli. 1927. Vol. 7, Supplemento. P. 220—230. — *Gislen T.* Epibioses of the Gullmar Fjord. A study in marine sociology. I, II // Skrift. K. Svenska Vetenskarpsakad. 1930. N 3. P. 1—123; N 4. P. 1—380. — *Katada M.* Life forms of seaweeds and succession of their vegetation // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1963. Vol. 29. P. 798—808. — *Katada M., Satomi M.* Ecology of marine algae // Advance of Phycology in Japan. Jena: Gustav-Fischer-Verlag, 1975. P. 211—239. — *Littler M. M.* Morphological forms and photosynthetic performances of marine macroalgae: tests of a functional form hypothesis // Bot. Marina. 1980. Vol. 22. P. 161—165. — *Littler M. M.* The relationship between thallus form and the primary productivity of seaweeds // G. E. Fogg, W. E. Jones. Proceedings of the VIII International seaweed Symposium, Bangor, North Wales, 18—23 August 1974. 1981. P. 398—403. — *Littler M. M., Arnold K. E.* Sources of variability in macroalgae primary productivity: sampling and interpretative problems // Aquatic Botany. 1980. Vol. 8. P. 141—156. — *Littler M. M., Arnold K. E.* Primary productivity of marine macroalgae functional-form groups from Southwestern North America // J. Phycol. 1982. Vol 18. P. 307—311. — *Littler M. M., Littler D. S.* The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional form model // Amer. Naturalist. 1980. Vol. 116. N 1. P. 25—44. — *Littler M. M., Littler D. S.* Relationship between macroalgae functional form groups and substrata stability in a subtropical rocky intertidal system // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1984. Vol. 74. P. 13—34. — *Oltmanns F.* Morphologie und Biologie der Algen. Jena: Gustav-Fischer-Verlag, 1905. 443 S. — *Setchell W. A.* American Samoa. I. Vegetation of Tutuila island. III. Vegetation of Rose Atoll // Carnegie Inst. Wash. Publ. 341. 1924. P. 1—188, 225—275.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 10 X 1989.

SUMMARY

The problem of life forms is considered in reference to the marine *Chlorophyta*, *Phaeophyta*, *Rhodophyta*. The review of classifications demonstrates that life forms of marine algae are considered as a combination of adaptive features. At the same time it is considered that the environment forms the morphology. The morphological types and convergence should not be regarded as the result of adaptive evolution. The principle according to which the morphological diversity can be regulated from the standpoint of ecology should be found in the functional interpretation of morphology. Marine algae can be divided into several physiognomical types, each of them uniting species with definite value of thallus area although of different thallus morphology, but is characterized by certain productivity values. Such like division is similar to the division of higher plants into grasses, bushes and trees and is extremely important in phytocoenological aspect from the standpoint of shelf ecosystems functioning.

УДК 258.259

Т. В. Догадина

О ПУТЯХ ЭВОЛЮЦИИ И РОДСТВЕННЫХ СВЯЗЯХ В ПРЕДЕЛАХ ЖЕЛТОЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (*XANTHOPHYTA*)

T. V. DOGADINA. ON TRENDS OF EVOLUTION AND PHYLOGENETIC RELATIONS WITHIN THE LIMITS OF YELLOW-GREEN ALGAE (*XANTHOPHYTA*)

Предлагается оригинальная схема филогенетических связей в пределах отдела *Xanthophyta*.

Вопросы систематики, эволюции и филогении желтозеленых водорослей к настоящему моменту нельзя считать в достаточной степени разработанными. Среди альгологов отсутствует единое мнение относительно объема, ранга и положения этой группы водорослей в системе органического мира. Даже название исследуемой группы нельзя считать установившимся, так как в различных систематических и флористических сводках используются либо устаревшие названия, либо предлагаются новые, аргументируемые различным образом.

На протяжении всей истории изучения желтозеленых водорослей система их претерпевала различные изменения и перестройки и в целом отражала взгляды, господствовавшие в разные периоды развития систематики водорослей. Первая система желтозеленых была предложена A. Borzi (1889, 1895), который, устанавливая новый порядок *Confervales*, сохраняет его в составе класса *Chlorophyceae*.

После выхода работ Borzi в течение краткого периода времени (1897—1899) появляется ряд работ, посвященных описанию и детальному изучению новых родов и видов желтозеленых, а также изучению цитологических особенностей вегетативных клеток и строению подвижных стадий некоторых представителей этой группы водорослей (Bohlin, 1897a, b; Luther, 1899).

Новые данные были проанализированы A. Luther, который пришел к заключению о самостоятельности изучаемой группы, выделил ее из состава зеленых водорослей и возвел в ранг класса. В целом класс A. Luther соответствовал порядку *Confervales* A. Borzi, за исключением добавления нового порядка *Chloromonadales*. Новому классу дается название *Heterocontae*, так как наиболее важным отличительным признаком этой группы организмов автор считал разножгутиковость подвижных клеток (Luther, 1899).

Взгляды Luther на самостоятельность нового класса были поддержаны альгологами того времени (Blackmann, 1900; Blackmann, Tansley, 1902). Вслед за A. Luther систему класса публикует K. Bohlin (1901), рассматривающий *Heterocontae* в качестве равноправного с другими классами водорослей — *Phaeophyceae*, *Chlorophyceae*, *Glaucophyceae*. В пределах класса Bohlin выделяет два порядка: *Confervales* Borzi и новый порядок *Vaucheriales*, включая в последний два семейства. Правда, одно из них — *Vacuolariaceae* — Bohlin в отличие от A. Luther берет в скобки, сомневаясь, по-видимому, в правомерности такого систематического построения.

Эта точка зрения не была поддержана A. Pascher (1937—1939), не включившим хлоромонадовые в состав *Heterocontae* и трактующим данную группу водорослей как отдельный класс *Chloromonadophyceae*. Тем не менее провизорное помещение хлоромонадовых в состав класса *Heterocontae* в последние годы вновь обсуждается и рядом авторов признается правомерным на основании ряда признаков: разножгутиковости, отсутствия пиреноидов, ультраструктуры клеток, запасных продуктов и пигментного состава хлоропластов (Scagel et al., 1965; Casper, 1974; Trainor, 1978; Christensen, 1980; Fiksdahl et al., 1984).

Взгляды A. Luther и Bohlin не сразу нашли поддержку у русских альгологов, не считавших вновь выделенный класс естественной группой (Арнольди, 1902, 1908; Миллер, 1906). Только позднее В. М. Арнольди (1925) признает существование группы *Heterocontae*, рассматривая эти организмы в качестве порядка в составе зеленых водорослей. Следует отметить также, что и среди зарубежных альгологов еще некоторое время *Heterocontae* включались в состав зеленых водорослей, несмотря на поддержку большинством альгологов того времени взглядов A. Luther на самостоятельность и обособленность *Heterocontae*.

Наибольший вклад в разработку системы *Heterocontae* внес Pascher. В пределах группы автор устанавливает 5 порядков, параллельных соответствующим порядкам зеленых водорослей. Многолетние исследования Pascher получили завершение в многотомной монографии (1937—1939), посвященной желтозеленым водорослям (Heteroconten). Именно в этой монографии приведена наиболее детально разработанная система желтозеленых. Исходя из положения о морфологическом параллелизме у водорослей, Pascher и в этой системе сохраняет уже выделенные им ранее 6 подразделений, соответствующих основным ступеням морфологической дифференциации тела. В своей монографии Pascher не определяет четко ранга исследуемой группы, а выделяемые подразделения либо называет классами, либо не обозначает их ранга вообще. В целом благодаря работам Pascher за 50 лет желтозеленые из порядка, включающего 9 родов (Borzi, 1889, 1895), выросли до крупной таксономической группы водорослей, включающей 6 классов, 7 порядков, 22 семейства, около 100 родов и более 300 видов.

До настоящего времени система желтозеленых Pascher остается наиболее разработанной, лежащей в основе всех систем этой группы, опубликованных позже. Вместе с тем сам Pascher признавал гетерогенность и искусственный характер некоторых выделенных таксонов.

В разное время разными авторами вносились более или менее существенные дополнения и изменения в систему Pascher, не затрагивающие ее основы, либо предлагались свои системы. G. F. Papenfuss (1955) дополняет систему желтозеленых, в основном базирующуюся на системе Pascher, порядком, объединяющим сифонные формы, с двумя семействами: *Phyllosiphonaceae* и *Vaucheriaceae*, сам порядок был назван по Bohlin — *Vaucheriales*.

В последующие годы наиболее плодотворно вопросами экологии, распространения и систематики желтозеленых занимается H. Ettl. В первой опубликованной системе Ettl (1956) вносит изменения в систему Pascher, выделяя все коккоидные формы, сохранившие следы монадной организации, — пульсирующие вакуоли и стигму — в отдельный подкласс.

Взгляды Ettl частично нашли свое отражение в системе, принятой в первом советском определителе желтозеленых водорослей (Дедусенко-Щеголева, Голлербах, 1962). Понимая желтозеленые как самостоятельный отдел *Xanthophyta*, авторы определителя выделяют в его составе 6 классов, соответствующих в основном порядкам в системе Ettl и классам в системе Pascher. Авторы определителя стоят на позициях первичности амебоидных форм, а не жгутиковых, по Pascher, и поэтому вслед за К. И. Мейером (1951) в начало системы помещают класс, объединяющий амебоидные формы.

После публикации своей первой системы Ettl продолжает флористическое изучение наряду с другими группами и желтозеленых, описывая новые таксоны и приводя новые местонахождения для видов, описанных Pascher. Многолетние исследования позволили Ettl внести некоторые изменения в систему желтозеленых (1976), а также подготовить второе издание «Определителя Средней Европы» (1978), первый том которого в память Pascher посвящен именно этой группе водорослей (Luther, 1979).

В те же годы, когда работал Pascher, было предложено новое название класса — *Xanthophyceae*, основанное на особенностях окраски хлоропластов большинства известных к тому времени представителей (Allorge, 1930). Как отмечалось позже (Papenfuss, 1955), поскольку новое название соответствовало большинству названий классов водорослей как по обозначению цвета, так и по окончанию, оно было с одобрением встречено во многих странах. Однако Pascher не принял нового названия, и, возражая против него, указывал, что «желтый» цвет характерен для представителей класса в неблагоприятных условиях. Почти одновременно было предложено еще одно название группы, основанное на названии одного из крупных родов *Tribonema* — *Tribonemeae* (Tilden, 1933). При этом *Tribonemeae* рассматривались в системе в качестве подкласса класса *Chrysophyceae*. Оба названия не были признаны Pascher и в соответствующей монографии указываются в качестве синонимов.

В современной альгологической литературе наиболее часто употребляется название *Xanthophyceae*, однако достаточно часто встречается и старое название — *Heterocontae*, некоторые авторы приводят оба названия.

В последние годы, апеллируя к принципу типификации Международного кодекса ботанической номенклатуры (МКБН), некоторыми авторами предлагаются новые названия — *Botrydiophyta* (Воденичаров, 1975) или *Tribophyceae* (Christensen, 1980; Hibberd, 1981; Donald, 1982; Melkonian, 1982).

Однако, как следует из ст. 16 МКБН, правило типификации не влияет на форму названий таксонов рангом выше семейства. В соответствии же с советом ст. 16А (а): «Названия отделов лучше производить от признаков, возможно более точно показывающих особенности этого отдела». Исходя из сказанного, считаем, что название «желтозеленые» для исследуемой группы водорослей является наиболее удачным и, как уже было высказано ранее, хорошо вписывается в ряд названий других групп водорослей. Кроме того, введение названий, основанных на названии какого-либо рода (даже очень крупного), не может, на наш взгляд, отразить всего многообразия группы, с одной стороны, и ее специфику, отличия от других групп — с другой.

Объем исследуемой группы водорослей разными авторами также понимается по-разному. Классическую позицию большинства альгологов, относивших род *Vaucheria* к зеленым водорослям, поколебали данные о пигментном составе, в основном идентичном таковому у *Xanthophyceae* (Seybold et al., 1941; De Greef, Caubergs, 1970; Caubergs, De Greef, 1971). Необходимо сказать, что и в последующие годы было получено достаточно данных, свидетельствующих в пользу включения этого рода в состав желтозеленых. Большинство крупных альгологов придерживаются именно такой точки зрения (Chadefaud, 1945; Skuja, 1956, 1964; Bourrelly, 1968; Prescott, 1968; Fott, 1971). Последний определитель порядка *Vaucheriales* вышел как вторая часть тома, посвященного *Xanthophyceae* (Rieth, 1980).

Сравнительно недавно на основании некоторых особенностей в ультраструктуре зооспор 7 видов, наблюдаемых в культуре, из состава желтозеленых был выделен новый класс — *Eustigmatophyceae* (Hibberd, Leedale, 1970, 1971a, b, 1972), позже возведенный в ранг отдела *Eustigmatophyta* (Dodge, 1974; Loeblich A. R. III, Loeblich L. A., 1978; Hibberd, 1981, 1982). Следует отметить, что против выделения нового класса сразу же выступил B. Fott (1974), возражая против принятия «электронно-микроскопических классов» и считая, что си-

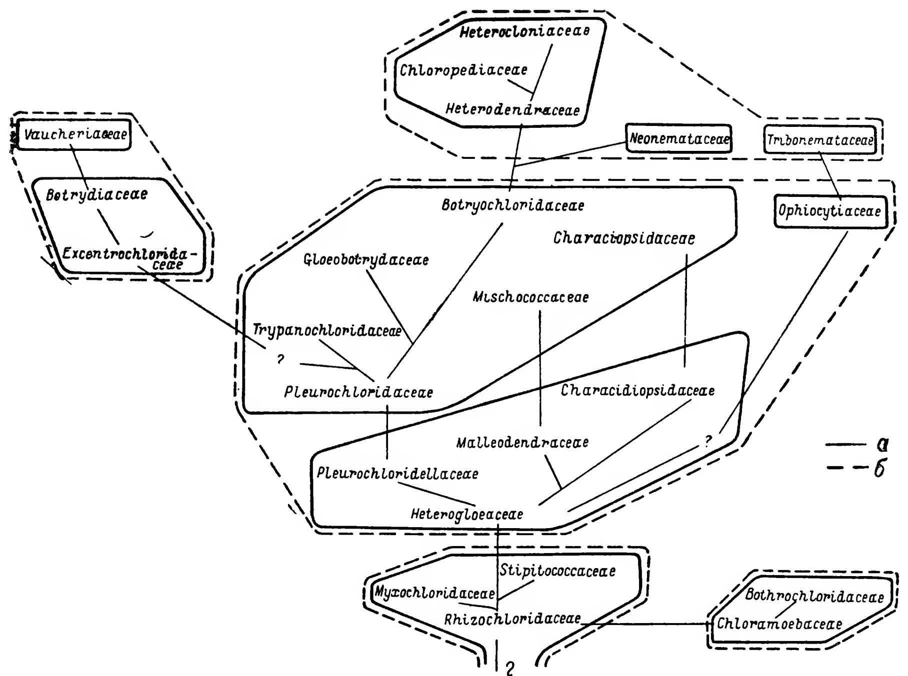


Схема филогенетических связей в пределах *Xanthophyta*.
а — границы порядков, *б* — границы классов.

стема высших таксономических единиц не может быть основана исключительно на субмикроскопических критериях. Мы полностью присоединяемся к мнению Fott и свою позицию в этом вопросе уже высказывали (Догадина, 1986а).

Нами с 1972 г. ведется изучение этой группы организмов. В первой опубликованной нами системе (Матвієнко, Догадіна, 1978) дается целый ряд изменений и дополнений к системе Pascher (1937—1939). Дальнейшие исследования и учет литературных данных (Ettl, 1978) позволили сделать еще ряд уточнений в системе (Догадина, 1986б), а также предложить оригинальную схему филогенетических связей в пределах желтозеленых водорослей (см. рисунок).

Можно предположить, что желтозеленые обособились уже на амебоидном уровне организации водорослевой клетки в пределах первичных малоспециализированных организмов, содержащих хлорофилл с. Непосредственно от таких первичных организмов можно вывести формы типа *Rhizochloris*, которые мы и помещаем в качестве исходной группы в предлагаемую схему. Одноклеточные представители *Rhizochloridaceae* могли формировать более или менее долговременные скопления, например, в результате задержки разъединения дочерних клеток при вегетативном размножении, что и привело к возникновению колониальных форм типа *Chlorarachnion*. Способность к формированию таких временных скоплений клеток наблюдается и у современных одноклеточных представителей рода *Rhizochloris* (Ettl, 1964).

От *Rhizochloridaceae* дальнейшее развитие могло пойти по нескольким направлениям. Одни формы могли приспособиться к существованию в водоносных клетках сфагнума и дать начало сем. *Myxochloridaceae*, обособление которого произошло, по-видимому, значительно позднее других направлений развития, так как предполагало наличие высших растений; вместе с тем можно допустить и вторичный характер амебоидной структуры вследствие своеобразной экологии представителей сем. *Myxochloridaceae*. Условия периодического увлажнения

в литоральной зоне способствовали появлению у ризоподиальных форм домиков (*Rhizolekane*, *Stipitococcus*, *Stipitoporos*) как способа защиты голых клеток от высыхания. Наконец, активно-подвижные формы с доминированием жгутиковой стадии в жизненном цикле и при условии относительно постоянного уровня воды могли дать начало монадным формам *Chloramoebaceae*, *Bothrochloridaceae*.

На вопросе положения монадных форм в системе желтозеленых и их происхождении следует остановиться подробнее. Существенным отличием монадных форм желтозеленых, например таких, как *Chloramoeba*, *Heterochloris*, *Chloromeson*, является чрезвычайная лабильность их жизненной формы: виды указанных родов способны сбрасывать жгутики и временно переходить в амебоидное состояние, а иногда и сочетать оба состояния в нормально вегетирующей клетке. Такая двойственность жизненной формы наряду с фактом о т с у т с т в и я стигмы у всех монадных форм желтозеленых позволяет высказать некоторые предположения. С нашей точки зрения, более вероятным представляется происхождение монадных форм желтозеленых от одноклеточных ризоподиальных представителей *Rhizochloridaceae*. Вероятно, первоначально жгутиковая форма возникла и закрепилась отбором как форма размножения и расселения. Однако отсутствие стигмы как фоторецепторной системы и неспособность к выработке более совершенных типов клеточных покровов ограничили развитие группы в этом направлении. Именно поэтому мы считаем все монадные формы желтозеленых боковой, непрогрессивной группой в пределах отдела, ведущей свое происхождение от каких-то амебоидных *Rhizochloridaceae*.

Наиболее прогрессивным, очевидно, явилось развитие *Rhizochloridaceae* в направлении *Heterogloeaceae*, где стигма и пульсирующие вакуоли сохранились в вегетативном состоянии у клеток с капсальной организацией. Логично предположить, что предки современных *Heterogloeaceae* прошли более высокую ступень монадной организации, но в дальнейшем подвижная жгутиковая стадия закрепилась только как форма размножения.

От *Heterogloeaceae*, как группы, обладающей значительными онтогенетическими возможностями, дальнейшая эволюция могла, по-видимому, дать три основных направления. В одном случае при появлении клеточного покрова в виде оболочки и потери общей слизи как необходимого защитного образования могло выделиться и оформиться сем. *Pleurochloridellaceae*, давшее в дальнейшем группу типично коккоидных форм — *Pleurochloridaceae*.

В другом случае способность к выделению слизи сохранилась, однако под формообразующим действием света (Топачевский, 1962) клетки приподнимались над субстратом и оказывались в лучших условиях освещения и питания (*Helminthogloea*); при этом могла оформиться способность к одностороннему выделению слизи, что в свою очередь привело к формированию колоний типа *Malleodendron*. Наиболее совершенными в этой ветви развития следует считать, по-видимому, представителей сем. *Characidiopsidaceae*, обладающих настоящей, хорошо развитой оболочкой и связанных с предковыми формами лишь наличием стигмы и пульсирующих вакуолей в вегетативном состоянии.

И наконец, нам представляется весьма вероятной еще одна линия развития, которая может быть выведена непосредственно от форм типа современных *Heterogloeaceae*. Как было установлено еще исследованиями Pascher (1937—1939), у многих представителей сем. *Heterogloeaceae* в цикле развития известны цисты, оболочка которых состоит из двух одинаковых или неодинаковых по размеру створок, тогда как в пределах *Pleurochloridellaceae*, *Malleodendraceae*, *Characidiopsidaceae* подобные цисты не известны, а в пределах порядка *Mischococcales* двустворчатые цисты известны у ограниченного числа видов (6) из трех родов: *Monodus*, *Characiopsis*, *Chlorobotrys*. Известны подобные цисты и в пределах *Rhizochloridaceae*. Очевидно, на каком-то уровне развития стадия двустворчатой цисты стала доминировать в жизненном цикле форм, подобных неко-

торым *Heterogloeaceae*, что могло привести к обособлению самостоятельной группы, характеризующейся двустворчатостью оболочки в вегетативном состоянии. Закрепление этого признака и привело к формированию порядка *Ophiocytiales*. Такое предположение может базироваться на некоторых положениях эволюционной теории. Так, по мнению ряда авторов, «фенотипическая перестройка жизненной формы (в процессе ее онтогенеза) под действием экстремальных факторов может послужить базой для генотипических преобразований и возникновения нового таксона, имеющего генетически закрепленную жизненную форму, сходную с факультативной жизненной формой исходного таксона» (Мазуренко, Хохряков, 1983: 4—5). В качестве экстремального фактора в выделении и формировании порядка *Ophiocytiales* можно, очевидно, признать периодически наступавший сухой период.

Приобретение и закрепление неподвижности в вегетативном состоянии и выработка настоящей оболочки создали условия для глубокой внутренней перестройки клетки, что выразилось прежде всего в редукции стигмы и пульсирующих вакуолей как структур, не соответствующих качественно новому состоянию клетки. Вместе с тем наметившиеся три линии развития в пределах порядка *Heterogloeales* закрепились и продолжились на более высоком уровне.

Вслед за другими авторами (Ettl, 1956; Дедусенко-Щеголева, Голлербах, 1962) мы также считаем естественными линии развития *Malleodendraceae*—*Mischococcaceae*, *Characidiopsidaceae*—*Characiopsidaceae*, продолжающиеся в пределах типично коккоидных форм порядка *Mischococcales*.

Учитывая большое морфологическое разнообразие и значительное число родов, центральное место в пределах порядка *Mischococcales* занимает сем. *Pleurochloridaceae*, от которого мы выводим три независимые линии развития. Специфичность морфологии и биологии ставит в обособленное положение прежде всего сем. *Trypanochloridaceae*, представитель которого не обнаруживает родственных связей с другими семействами и может быть выведен от каких-то членов *Pleurochloridaceae*, приспособившихся к своеобразным условиям обитания, связанным с известковыми субстратами. Правда, учитывая наличие у представителей сем. *Excentrochloridaceae* слизистой, пропитанной известью подушечки (*Chlorapion*), в которую погружена клетка одним своим концом, а также способность других сифонных форм (*Botrydium*, *Vaucheria*) обильно инкрустировать клеточную оболочку известью, можно было бы допустить наличие отдаленных родственных связей между гипотетическими предками современных *Trypanochloridaceae* и *Xanthosiphonophyceae*.

Семейства *Gloeobotrydaceae* и *Botryochloridaceae* имеют, по-видимому, общее происхождение и могут быть выведены, вероятно, от одноклеточных *Pleurochloridaceae*, имеющих оболочку и выработавших способность формировать колонии.

В пределах сифонных форм наиболее примитивным, исходным нам представляется сем. *Excentrochloridaceae*, представители которого характеризуются клетками достаточно крупных размеров, многоядерными, с морфологической дифференциацией клетки на более крупную округлую часть и часть более суженную, в виде слизистого отростка, рукоятки, подушечки, свободной (*Excentrochloris*) либо пропитанной известью (*Chlorapion*). Именно такие формы могли, по-видимому, дать начало *Botrydiaceae* при дальнейшем разрастании и дифференцировании части таллома, обращенной к субстрату либо погруженной в него, в условиях периодического увлажнения прибрежной зоны водоемов. От *Botrydiaceae* многими авторами непосредственно выводятся *Vaucheriaceae* (Rieth, 1976). Вероятно, формирование и обособление *Vaucheriaceae* стало возможным, когда у каких-то первичных исходных форм, имеющих талломы типа *Botrydium bechererianum*, закрепилась способность наземной части к ветвлению, неограниченному, опережающему подземную часть росту, а также выработался наиболее совершенный тип полового процесса — оогамия.

Класс *Xanthotrichophyceae* объединяет формы с наиболее совершенными, типично растительными структурами морфологической дифференциации многоклеточного таллома. В пределах класса четко прослеживается продолжение двух линий развития в пределах желтозеленых — форм с цельной и двустворчатой оболочкой. Сем. *Tribonemataceae* в этом плане занимает обособленное положение и, вероятно, имеет самостоятельное происхождение от каких-то *Ophiocytiaceae*. Формы с цельной клеточной оболочкой, видимо, имеют общее происхождение с какими-то формами типа *Botryochloridaceae*, способными формировать скопления клеток в виде примитивных нитей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арнольди В. М. Введение в изучение низших организмов. 1-е изд. М., 1902. 216 с.; 2-е изд. Харьков, 1908. 360 с.; 3-е изд. М., 1925. 355 с. — *Воденичаров Д.* Ботаника. Ч. II. Систематика на растенията. София: Наука и изкуство, 1975. 786 с. — *Дедусенко-Щеголева Н. Т., Голлербах М. М.* Желтозеленые водоросли — *Xanthophyta* // Определитель пресноводных водорослей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. Вып. 5. 272 с. — *Догадина Т. В.* Желтозеленые водоросли СССР — флора, систематика, эволюция, филогения: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Киев, 1986а. 45 с. — *Догадина Т. В.* О несостоятельности выделения группы водорослей *Eustigmatophyta* // Бот. журн. 1986б. Т. 71, № 4. С. 508—513. — *Мазуренко М. Т., Хохряков А. П.* Биоморфологическая эволюция в экспериментальных условиях как активный процесс // Тез. докл. VII Делегат. съезда ВБО. Донецк, 11—14 мая 1983 г. Л.: Наука, 1983. С. 4—5. — *Матвієнко О. М., Догадіна Т. В.* Жовтозелені водорості — *Xanthophyta* // Визн. прісновод. водор. УРСР. X. Київ: Наук. думка, 1978. 512 с. — *Мейер К. И.* К филогении разножгутиковых водорослей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 59, вып. 4. С. 50—54. — *Миллер В. В.* Наблюдения над *Actidesmium hookeri* Reinsch. // Тр. пресновод. биол. ст. СПб. о-ва естествоиспытателей. 1906. Т. 2. С. 9—29. — *Топачевский А. В.* Вопросы цитологии, морфологии, биологии и филогении водорослей. Киев: Изд-во АН УССР, 1962. 235 с. — *Allorge P.* Hétérocontes ou Xanthophycées? // Rev. Alg. 1930. N 2. P. 230. — *Blackmann F. F.* The primitive algae and the *Flagellata*. An account of modern work bearing on the evolution of the algae // Ann. Bot. 1900. Vol. 14, N 56. P. 647—688. — *Blackmann F. F., Tansley A. G.* A revision of the classification of the green algae // New Phytol. 1902. Vol. 1. P. 17—244. — *Bohlin K.* Studier Ofver några slägten af alggruppen *Confervales* Borzi // Bihang. K. Svensk. Vet.-Akad. 1897a. Hf 23, Afd 3, N 3. 56 p. — *Bohlin K.* Zur Morphologie und Biologie einzelliger algen // Ofvers af K. Vet.-Akad. 1897b. Afd. 54, N 9. P. 507—529. — *Bohlin K.* Utkast till grona algernas och arkegoniaternas fylogeni. Diss. Upsala, 1901. 43 p. — *Borzi A.* Botrydiopsis nouvo genere di alghe verdi // Boll. Soc. Ital. Microscop. 1889. N 1. P. 60—70. — *Borzi A.* Studi algologici. 2. Palermo, 1895. P. 121—378. — *Bourrelly P.* Les algues d'eau douce. 2. Les algues jaunes et brunes, Chrysophycées, Phaéophycées, Xanthophycées et Diatomées. Paris, 1968. 438 s. — *Casper S. J.* Die Algen // Urania Pflanzenreich. Niedere Pflanzen. Leipzig; Jena; Berlin: Urania-Verlag, 1974. P. 130—250. — *Caubergs R., De Greef J.* Pigment studies in the genus *Vaucheria* // Bot. Mag. 1971. Vol. 84. P. 222—230. — *Chadefaud M.* Sur la position systematique des *Vaucheria* // Bull. Soc. Bot. France. 1945. T. 92. P. 47—50. — *Christensen T. Algae* // A taxonomic survey. Fasc. I. Odense. 1980. 187 p. — *De Greef J. A., Caubergs R.* Chlorophyll c in *Vaucheria* // Naturwiss. 1970. Bd 57, Hf 12. S. 673—674. — *Dodge J. D.* Fine structure and phylogeny in the algae // Sci. Progr. 1974. Vol. 61, N 242. P. 257—274. — *Donald W. O. Trybophyceae* (*Xanthophyceae*): introduction and bibliography // Selected papers in Phycology. II. Kansas, 1982. P. 723—727. — *Ettl H.* Ein Beitrag zur Systematik der Heterokonten // Bot. Notiser. 1956. Bd 109, N 4. S. 411—445. — *Ettl H. Rhizochloris congregata* nov. sp. eine neue rhizopodiale Xanthophyceen mit Cystenbildung // Nova Hedwigia. 1964. Vol. 6. P. 319—321. — *Ettl H.* Taxonomische Bemerkungen zu den Xanthophyceen // Nova Hedwigia. 1976. Vol. 28. P. 555—568. — *Ettl H. Xanthophyceae.* I. // Süsswasserflora von Mitteleuropa. Bd 3. Jena: Gustav-Fischer-Verlag, 1978. 530 p. — *Fiksdahl A., Withers N., Guillard R. R. L., Liaaen-Jensen S.* Carotenoids of the *Raphidophyceae* — a chemosystematic contribution // Comp. Biochem. Physiol. 1984. Vol. 78B, N 1. P. 265—271. — *Fott B.* Algenkunde. Klasse *Xanthophyceae—Heterokonten.* Jena, 1971. P. 111—137. — *Fott B.* The phylogeny of eucaryotic algae // Taxon. 1974. N 23. P. 446—461. — *Hibberd D.* Notes on the taxonomy and nomenclature of the algal classes *Eustigmatophyceae* and *Tribophyceae* (synonym *Xanthophyceae*) // Bot. J. Lin. Soc. 1981. Vol. 82, N 2. P. 93—119. — *Hibberd D. J. Eustigmatophyceae*: introduction and bibliography // Selected papers in Phycology II. Kansas, 1982. P. 728—730. — *Hibberd D. J. Leedale G. F. Eustigmatophyceae* — a new algal class with unique organization of the motile cell // Nature. 1970. Vol. 225, N 5234. P. 758—760. — *Hibberd D. J., Leedale G. F.* Cytology and ultrastructure of the *Xanthophyceae*. II. The zoospore and vegetative cell of coccoid forms, with special reference to *Ophiocytium majus* Naegeli // Br. Phycol. J. 1971a. N 6. P. 1—23. — *Hibberd D. J., Leedale G. F.* A new algal class — the *Eustigmatophyceae* // Taxon. 1971b. N 20. P. 523—525. — *Hib-*

berd D. J., *Leedale G. F.* Observations on the cytology and ultrastructure of the new algal class, *Eustigmatophyceae* // Ann. Bot. 1972. N 144, vol. 36. P. 49—71. — *Loeblich A. R. III.*, *Loeblich L. A.* Division *Eustigmatophyta* // CRC Handbook of Microbiology / Eds A. I. Laskin, H. A. Lechevalier. 2nd ed. Vol. II. *Fungi*, *Algae*, *Protozoa* et *Viruses*. Florida: CRC Press, West Palm Beach, 1978. P. 481—487. — *Luther A.* Ueber *Chlorosaccus* eine neue Gattung der Süsswasseralgen, nebst einigen Bemerkungen zur Systematik verwandter Algen // Bihang. K. Svensk. Vet.-Akad. 1899. Hf 24, Afd 3, N 13. 22 p. — *Luther H. Xanthophyceae* the start of the new «Süsswasserflora». (Book review. — Susswasserflora von Mitteleuropa) // Aquatic Botany. 1979. N 6. P. 193—196. — *Melkonian M.* Taxonomy, Systematics and Evolution of the *Algae* // Progress in Botany. 1982. N 44. P. 315—344. — *Papenfuss G. F.* Classification of the *Algae* // A century of progress in the natural sciences 1853—1953. San Francisco, 1955. P. 115—224. — *Pascher A.* Heterokonten // Rabenhorsts Kryptogamen Flora . . . von Deutschland, Österreich und Schweiz. Leipzig, 1937—1939. Bd 11. 1092 S. — *Prescott G. W.* The algae: a review. Boston: Houghton Mifflin Company, 1968. 436 p. — *Rieth A.* Über eine bemerkenswerte Botrydium-Form aus Kuba // Beitr. Biol. Pflanzen. 1976. Bd 52. S. 337—354. — *Rieth A. Xanthophyceae.* Tl 2. // Süsswasserflora Mitteleuropa. 1980. Bd 4, XIV. 147 S. — *Scagel R.*, *Bandoni R.*, *Rouse G.* et al. An Evolutionary Survey of the Plant Kingdom. Belmont, California: Wadsworth Publ. Co., 1965. 658 p. — *Seybold A.*, *Egle K.*, *Hulsbruch W.* Chlorophyll- und Carotinoidbestimmungen von Süsswasseralgen // Bot. Archiv. 1941. Bd 42. S. 239—253. — *Skuja H.* Taxonomische und Biologische Studien über das Phytoplankton Schwedischer Binnengewasser // Nova acta Regiae soc. scient. upsaliensis. 1956. Ser. IV. Vol. 16, N 3. P. 334—336. — *Skuja H.* Grundzüge der Algenflora und algenvegetation der Fjeldgegenden um Abisko in Schwedisch-Lappland. // Nova acta Regiae soc. scient. uppsaliensis. 1964. Ser. IV. Vol. 18, N 3. P. 332—339. — *Tilden J. E.* A classification of the algal based on evolutionary development, with special reference to pigmentation // Bot. Gaz. 1933. Vol. XCV, N 1. P. 59—77. — *Trainor F. R.* Introductory Phycology. New York, 1978. 525 p.

Харьковский
государственный университет.

Получено 2 VIII 1988.

S U M M A R Y

The original scheme of phylogenetic relations within the limits of yellow-green algae (*Xanthophyta*) is proposed on the basis of long-term natural populations investigation and literature data analysis. Some possible trends of evolution and taxa isolation are discussed.

УДК 582.264 : 576.312

Т. В. Седова

ТИПЫ МИТОЗА И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИХ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ В РАЗЛИЧНЫХ КЛАССАХ ЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (*CHLOROPHYTA*)

T. V. SEDOVA. TYPES OF MITOSIS AND REGULARITIES OF THEIR DISTRIBUTION IN DIFFERENT CLASSES OF GREEN ALGAE (*CHLOROPHYTA*)

Своеобразие митоза *Chlorophyta* обусловлено поведением ядерной оболочки, присутствием и положением центриолей, поведением ядрышка, продолжительностью сохранения межзонального веретена, формой и положением веретена, расположением хромосом в экваториальной пластинке и степенью их продольной дифференциации, особенностями организации кинетохора, если таковой обнаруживается. Из этих признаков поведение ядерной оболочки и наличие центриолей признаны ключевыми, и на их основе предлагается различать 6 типов митоза: закрытые, полузакрытые и открытые, которые в свою очередь могут быть либо центрическими, либо ацентрическими. У вольвоксовых водорослей на одноклеточном уровне и улотриксовых на многоклеточном типы митоза представлены полнее, чем у специализированных хлорококковых, конъюгат и сифоновых.

Зеленые водоросли занимают в филогенетической системе ключевое положение как прямые предшественники высших растений. Здесь следует искать истоки возникновения многоклеточности, заложения многих клеточных структур, органов и тканей.

Chlorophyta характеризуются большим разнообразием организации клеточных органелл (Седова, 1977) и ядро в этом отношении не составляет исключения.

Первое описание ядра у водорослей относится к середине прошлого века (Braun, 1850), а к концу века накапливаются многочисленные описания строения и деления ядер, которые не укладываются в классическую схему митоза E. Strasburger (1888), который рассматривал его как последовательную смену характерных фаз. Отклонения в описании фаз долгое время оставались без внимания. Так, в 1912 г. A. Tröndle (1912) обнаружил у *Spirogyra* необычное поведение ядрышка во время митоза, но только в 1930 г. L. Geitler (1930) выдвинул концепцию «ядрышкового вещества», которая получила подтверждение и окончательное оформление после проведения ультраструктурных исследований (Pickett-Heaps, 1970a).

Этапной становится монографическая работа M. Hartmann (1911). В ней высказывается мысль о существовании разных типов митоза у протофитов, причем особое значение придается поведению хромосом, а также способу образования и форме веретена, но в основе всех рассуждений лежит несостоятельная концепция «кариосомного ядра».

Важное значение для своего времени имела сводка K. Bělař (1926). Ее непреходящая ценность состоит в приведении в систему неясных и противоречивых описаний строения и деления ядер некоторых фитомонад. К сожалению, она не дает целостного представления о водорослях как очень своеобразной группе растительных организмов.

В двухтомнике B. Schussnig (1953, 1960) впервые полно собран фактический материал по строению ядерного аппарата не только одноклеточных, но и многоклеточных водорослей без попытки его обобщения и систематизации.

Сборник M. Godward (1966) хотя и остается до сих пор единственным в своем роде авторитетным справочным пособием, но не претендует на исчерпывающую полноту и не дает представления о степени разработки кариологии водорослей в целом.

Электронно-микроскопические исследования водорослей открыли новый этап в изучении их ядерного аппарата, который, как выясняется, несмотря на чрезвычайное разнообразие, не выходит за рамки эукариотического типа.

Своеобразие делящихся ядер в первую очередь обусловлено поведением ядерной оболочки: она может оставаться интактной, полуинтактной или полностью распадается (рис. 1, *I*, *II*, *III*). Иногда картина дополняется появлением перинуклеарной оболочки (рис. 1, *I*, *4*, *8*; *II*, *7*) или целой системы этих оболочек (рис. 1, *II*, *8*; *III*, *3*). Наряду с этим известны многочисленные переходные состояния. В частности, у *Pedinomonas minor* (Pickett-Heaps, Ott, 1974) оболочка хотя и остается интактной, но сильно расширяется пространство между составляющими ее наружной и внутренней мембранами, кроме полярных областей (рис. 1, *I*, *2*). У *Bulbochaete hiloensis* (Pickett-Heaps, 1973a; 1974) ядро приобретает веретенообразную форму с характерной полярной дифференциацией (рис. 1, *I*, *3*). Ядерные оболочки *Platymonas subcordiformis* (Stewart et al., 1974), *Heteromastix angulata* (Mattox, Stewart, 1977), *Ulothrix fimbriata* (Floyd et al., 1972a; Stewart et al., 1973), *Microspora* sp. (Pickett-Heaps, 1973b), *Chlorococcum echinozygotum*, *Axilosphaera vegetata* (Deason, O'Kelly, 1979), *Spirogyra* sp. (Fowke, Pickett-Heaps, 1969) фрагментируются, но не исчезают (рис. 1, *I*, *5*), при этом у *Oedogonium cardiacum* и *O. faveolatum* (Pickett-Heaps, Fowke, 1969, 1970) происходит очень характерная их дифференциация в области полюсов (рис. 1, *I*, *6*, *7*). У *Mougeotia* sp. (Bech-Hansen, Fowke, 1972; Pickett-Heaps, 1975) ядерная оболочка фрагментируется только на полюсах, одновременно появляется перинуклеарная оболочка, образованная каналами эндоплазматической сети, располагающаяся более или менее параллельно ядерной оболочке, причем обычно кроме ядра она изолирует центриоли, а также цитоплазму с микротрубочками (рис. 1, *I*, *8*). Характерной особенностью *Chlorella pyrenoidosa* (Wilson et al., 1973) и *Coelastrum microporum* (Marchant, 1977) следует признать появление перинуклеарной оболочки при сохранении полностью интактной ядерной оболочки (рис. 1, *I*, *4*).

Аналогичные примеры можно привести и в отношении полуинтактной оболочки. Так, у *Friedmannia israelensis*, *Nautococcus mammilatus*, *N. terrestris*, *N. soluta* (Deason et al., 1979) формирование широких полярных отверстий сопровождается фрагментацией ядерной оболочки (рис. 1, *II*, *4*); у *Cylindrocapsa involuta* (Pickett-Heaps, McDonald, 1975), *Trichosarcina polymorpha* и *Pseudendoclonium basiliensis* (Mattox, Stewart, 1974) происходит характерная ее дифференциация (у первой — в виде дископодобных уплощенных расширений в области экватора, как на рис. 1, *II*, *2*; у двух других — характерных глубоких выростов на полюсах, как на рис. 1, *II*, *3*); у *Sphaeroplea annulina* (Cáceres, Robinson, 1980) одновременно с формированием полярных отверстий около них появляются фрагменты перинуклеарной оболочки (рис. 1, *II*, *5*); у *Scenedesmus pannonicus* такого типа структура окружает ядро (рис. 1, *II*, *6*), а у *S. longus*, *S. quadricauda* (Pickett-Heaps, Staehelin, 1975), *Hydrodictyon reticulatum* (Marchant, Pickett-Heaps 1970), *Neospongiococcum solitarium*, *Tetracystis aeria* (Deason, O'Kelly, 1979), *Kirchneriella lunaris* (Pickett-Heaps, 1970b), *Dunaliella bioculata* (Marano, 1976), *Volvox aureus* (Deason, Darden, 1971) перинуклеарная оболочка, окружающая ядро, не фрагментируется (рис. 1, *II*, *7*); у *Sorastrum* sp. (Marchant, 1974) вокруг ядра образуется система перинуклеарных оболочек (рис. 1, *II*, *8*), а у *Tetraëdron bitridens* (Pickett-Heaps, 1972), кроме того, ядерная

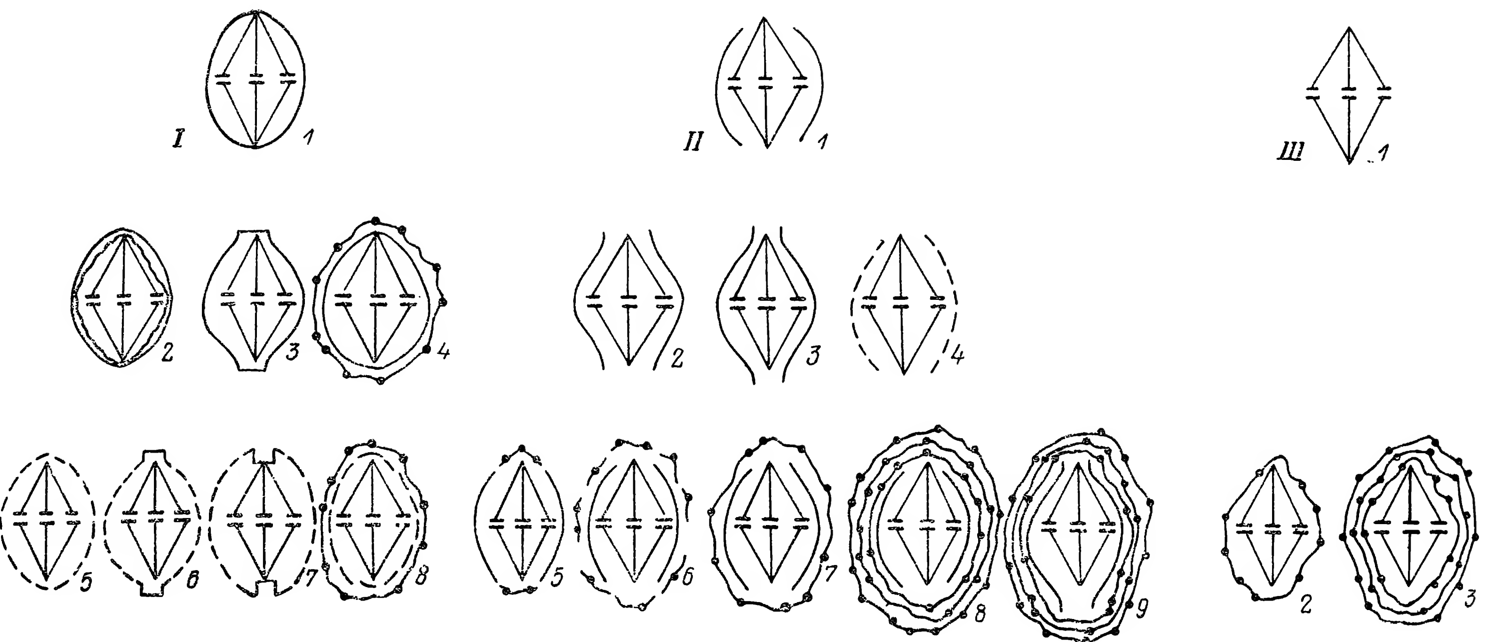


Рис. 1. Особенности поведения ядерной оболочки при митозе.
Условные обозначения в тексте.

оболочка подвергается полярной дифференциации, образуя глубокие выросты (рис. 1, *II*, *9*).

Наконец, при распадении ядерной оболочки во время митоза также отмечаются случаи, как у *Pyramimonas parkeae* (Norris, Pearson, 1975; Pearson, Norris, 1975) и *P. amylifera* (Woods, Triemer, 1981), появления перинуклеарной оболочки (рис. 1, *III*, *2*), или, как у *Cylindrocapsa geminella* (Sluiman, 1985), системы перинуклеарных оболочек при сохранении единичных профилей ядерной оболочки преимущественно на полюсах веретена (рис. 1, *III*, *3*).

Далее, в зависимости от наличия или отсутствия центриолей митозы могут быть центрическими или ацентрическими.

У водорослей, подвижная стадия в жизненном цикле которых утрачивается, центриоли частично редуцируются или становятся нерегулярными образованиями.

Картина становится еще более пестрой, если учитывать положение центриолей. В одних случаях они располагаются на полюсах веретена (рис. 2, *I*), причем у *Stigeoclonium helveticum* (Floyd et al., 1972a; Stewart et al., 1973) на каждом полюсе осуществляется пролиферация мембранных элементов, а также скапливаются диктиосомы и связанные с ними пузырьки (рис. 2, *I*, *1*); у *Sphaeroplea annulina* (Cáceres, Robinson, 1980) появляются фрагменты перинуклеарной оболочки (рис. 2, *I*, *2*), а у *Pyramimonas parkeae* и *P. amylifera* (Norris, Pearson, 1975; Pearson, Norris, 1975) к центриолям прилегают ризопласты, которые непосредственно оказываются связанными с микротрубочками веретена (рис. 2, *I*, *3*).

В других случаях центриоли занимают по отношению к полюсам веретена латеральное положение, часто далеко отстоят, но остаются лежать на одном с ними уровне (рис. 2, *II*), при этом у *Heteromastix* (Mattox, Stewart, 1977) на полюсах веретена располагаются ризопласты (рис. 2, *II*, *1*) или скапливаются диктиосомы (рис. 2, *II*, *2*), что характерно для *Chlorococcum echinozygotum* и *Axilosphaera vegetata* (Deason, O'Kelly, 1979). Примечательно, что у *Klebsormidium flaccidum* (Floyd et al., 1972b) положение центриолей строго не зафиксировано: они могут располагаться как на полюсах веретена, так и латерально.

Реже, например у *Asteromonas gracilis* (Floyd, 1978), *Chlamydomonas moewusii* (Triemer, Brown, 1974), *Ch. reinhardtii* (Coss, 1974), *Dunaliella bioculata* (Marano, 1976), *Volvox carteri* f. *weismannia* (Birchem, Kochert, 1979), *Mantoniella squamata* (Barlow, Cattolico, 1981), *Astrephomene gybernaculifera* (Hoops, Floyd, 1982), центриоли смещаются ближе к экваториальной плоскости веретена (рис. 2, *II*, *3*) или иногда почти вплотную прилегают к ней (рис. 2, *II*, *4*), как это происходит у *Platymonas subcordiformis* (Stewart et al., 1974), *Pleurastrum* sp. (Molnar et al., 1974), *Friedmannia israelensis* (Deason et al., 1979).

Иногда, наоборот, центриоли удаляются от полюсов в противоположные стороны (рис. 2, *II*, *5*). Именно так обстоит дело у *Cladophora flexuosa* (Scott, Bullock, 1976). Аналогичная картина отмечалась и у *Acrosiphonia spinescens* (Hudson, Waaland, 1974), но поскольку в этом случае центриоли локализируются на полюсах веретена, то последнее вытягивается, а его полюса перемещаются в цитоплазму.

У *Tetraspora* sp. (Pickett-Heaps, 1973c) центриоли оказываются лежащими около одного из полюсов, обычно того, который находится ближе к клеточной поверхности.

Разнообразие картин митоза зеленых водорослей обусловливается неоднозначным поведением ядрышка. В настоящее время предлагается выделять 4 их типа (Pickett-Heaps, 1970a). Наряду с широко распространенным дисперсным (dispersive) типом, при котором ядрышко растворяется в профазе и вновь реконструируется в телофазе, встречается автономный (autonomous), при котором ядрышко без видимых изменений делится гантелевидной перетяжкой, как впервые это было описано у эвглены; устойчивый (persistent) тип, при котором рас-

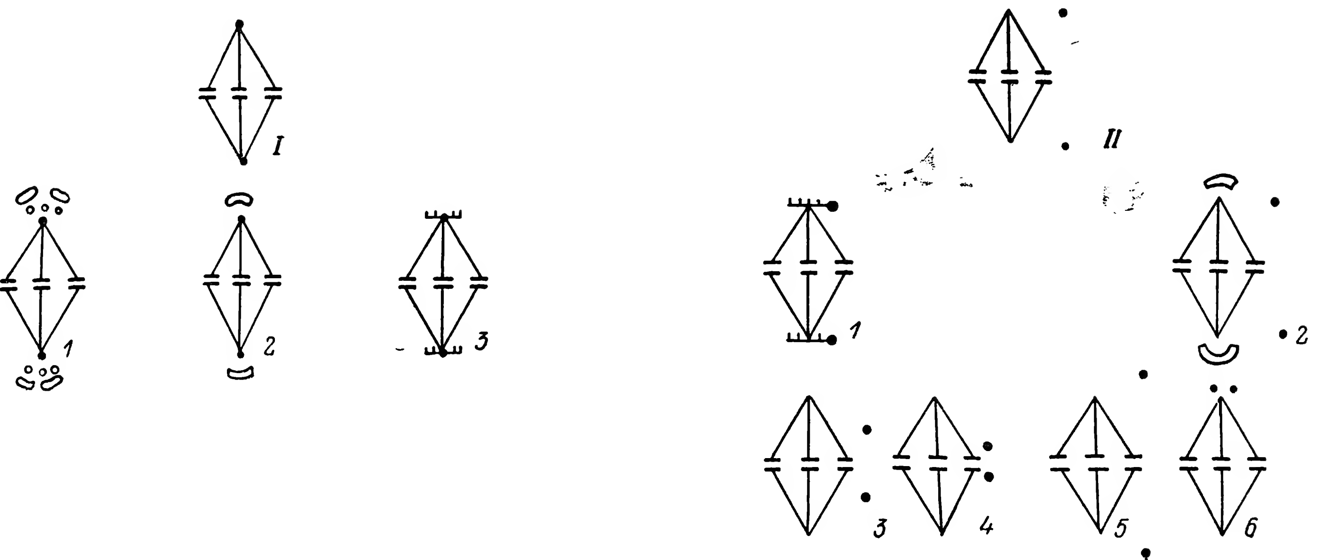


Рис. 2. Локализация центриолей во время митоза.

Условные обозначения в тексте.

творение ядрышка сопровождается образованием ядрышкового вещества, в той или иной степени маскирующего хромосомы; полуустойчивый (semi-persistent) тип, при котором не происходит полного растворения ядрышка, а его остатки в виде так называемого центрального тела (midbody) обычно располагаются в зоне веретена, но ведут себя пассивно (не окружают хромосомы и не перемещаются вместе с ними на полюса), в телофазе оказываются между сестринскими ядрами, постепенно становятся слабо различимыми и исчезают, когда вновь образовавшиеся ядра сходятся вместе.

Немаловажное значение для характеристики митоза имеет продолжительность сохранения межзонального веретена: в одних случаях оно рано распадается и сестринские ядра оказываются лежащими рядом; в других — распадается поздно, и тогда сестринские ядра далеко отстоят друг от друга. Также учитывается форма веретена в метафазе. Чаще всего встречаются биполярные, остроконечные, или конусовидные, но наряду с этим обнаружены веретена с тупыми, широкими, уплощенными полюсами. Иногда, как у *Platymonas subcordiformis* (Stewart et al., 1974), *Pleurastrum* sp. (Molnar et al., 1974), сначала появляются веретена как с узкими, так и с широкими полюсами, однако несколько позднее все без исключения становятся очень широкими, плоскими, боченковидными. Далее, различают широко распространенные прямые веретена и сравнительно редко встречающиеся серповидно изогнутые. Последние, например, характерны для *Volvox carteri* (Deason, Darden, 1971), *Chlamydomonas reinhardtii* (Coss, 1974), *Ch. moewusii* (Triemer, Brown, 1974), *Dunaliella bioculata* (Marano, 1976), *Astrephomene gubernaculifera* (Hoops, Floyd, 1982) и т. д. В этом случае происходит сближение полюсов, которые к тому же нередко располагаются вместе с центриолями вблизи от клеточной поверхности. Первоначально прямые веретена могут со временем удлиняться и становиться серповидными, как у *Protosiphon botryoides* (Bold, 1933), *Microspora* sp. (Pickett-Heaps, 1973b), *Pleurastrum* sp. (Molnar et al., 1974), *Axilosphaera vegetata* (Deason, O'Kelly, 1979). В характеристику веретена включается и его ориентация в клетке. Чаще всего длинная ось веретена располагается перпендикулярно к плоскости деления, иногда под углом и даже параллельно ей.

К этому следует добавить степень дифференциации и особенности организации кинетохора, расположение хромосом в экваториальной пластинке, степень их дифференциации и другие специфические черты кариотипа.

Для характеристики митоза наиболее важными, ключевыми критериями, если исходить из понимания специфики филогенеза *Chlorophyta* и водорослей в целом, следует признать поведение ядерной оболочки и наличие или отсутствие центриолей. В зависимости от особенностей поведения ядерной оболочки различают закрытые, полузакрытые и открытые митозы.

Более спорно значение центриолей. И хотя они по существующим ныне представлениям не имеют прямого отношения ни к образованию веретена, ни к механизму митоза, тем не менее их появление часто приурочено именно к периоду ядерного деления, но самое главное то, что они так или иначе связаны со жгутиковым аппаратом клетки. Последнее принципиально важно, поскольку особенности его строения вместе с митозом и цитокинезом в соответствии с современными концепциями отражают общий уровень развития организма, так как признаны важными интегрирующими факторами эволюции зеленых водорослей.

Исходя из этого закрытые, полузакрытые и открытые митозы в свою очередь следует подразделять на центрические и ацентрические (рис. 3). Таким образом всего предлагается выделить 6 типов митоза со всевозможными переходными состояниями, которые составляют непрерывный морфологический ряд прежде всего от закрытых к открытым митозам.

До сих пор не существует общепринятой системы зеленых водорослей. Нами за основу взята система, предложенная М. М. Голлербахом (1977 : 266). Она предполагает группировку *Chlorophyta* в 5 классов в соответствии со сту-

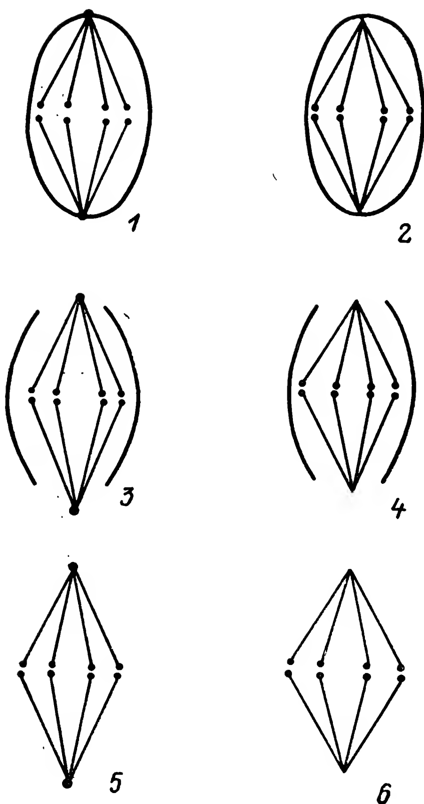


Рис. 3. Основные типы митоза у зеленых водорослей.

Закрытый: 1 — центрический, 2 — ацентрический; *полузакрытый:* 3 — центрический, 4 — ацентрический; *открытый:* 5 — центрический, 6 — ацентрический.

пенями морфологической дифференциации таллома, которая присуща их представителям, и только для конъюгат принята во внимание специфика полового процесса.

Volvocophyceae объединяет монадные формы организмов, занимающих среди зеленых водорослей одну из низших ступеней развития и представляющих важный этап на пути перехода от одноклеточных к многоклеточным водорослям.

В настоящее время выделено три основных типа организации монад (Pickett-Heaps, Ott, 1974). Исходный Pedinomonas-тип стал ассоциироваться с таким строением клеток, как у *Pedinomonas minor*, для которого характерна намечающаяся асимметрия жгутикового аппарата и клетки в целом, центрический митоз закрытого типа, продолжительное сохранение межзонального веретена и цитокинез посредством кольцевой перетяжки. Chlamydomonas-типу организации присущи билатеральная симметрия клеточной организации, центрический митоз полузакрытого типа, сравнительно ранний распад межзонального веретена, цитокинез посредством фикопласта. Наконец, Pyramimonas-тип клеточной организации характеризуется асимметричным жгутиковым аппаратом, открытым, центрическим митозом и устойчивым межзональным веретеном.

Chlorococcophyceae — пестрая в морфологическом отношении группа, объединяющая как одноклеточные, так и колониальные формы с наметившейся тенденцией к потере подвижности, регулярному образованию целлюлозной клеточной оболочки и появлению многоядерности. Филогенетическая связь хлорококковых водорослей с вольвоксовыми и именно с каким-то предшественником Chlamydomonas-типа не вызывает сомнения.

Распределение типов митоза в различных классах *Chlorophyta*

Классы водорослей	Типы митоза					
	закрытый		полузакрытый		открытый	
	центр.	ацентр.	центр.	ацентр.	центр.	ацентр
Volvocophyceae	+	—	+	—	+	—
Chlorococcophyceae	+	—	+	—	—	—
Ulotrichophyceae	+	+	+	—	+	+
Conjugatophyceae	—	+	—	—	—	+
Siphonophyceae	+	+	—	—	—	—

Анализ митозов подтверждает ранее высказывавшееся предположение о том, что *Chlorococcophyceae* — слепая ветвь развития. Черты специализации проявляются не только в преимущественном для этой группы водорослей полузакрытом типе митоза, но и в появлении очень характерной системы перинуклеарных оболочек, пока не обнаруженной ни в одном другом классе водорослей, и тенденции к ценоцитности, обусловленной разъединением во времени митоза и цитокинеза.

Ulotrichophyceae объединяет многоклеточные водоросли с нитчатым или пластинчатым талломом. Это морфологически очень разнообразная, высоко пластичная, с большим формообразовательным потенциалом группа водорослей, в пределах которой произошло возникновение и закрепление многоклеточности. Одна часть улотриксовых (*Coleochaete*) обнаруживает связь с монадными формами Pyramimonas-типа, которая ведет к харовым (слепая ветвь) и высшим растениям, а другая (*Oedogoniales*, *Schizomeris*, *Sphaeroplea*) — с Chlamydomonas-типом клеточной организации.

Siphonophyceae характеризуются сифонным типом таллома, часто морфологически сильно дифференцированным и содержащим одно или множество ядер. Их связь с хлорококковыми становится проблематичной несмотря на то, что ценоцитное состояние нередко рассматривается как переходное к сифонному типу организации. Как теперь представляется, это скорее следы параллельного развития хлорококковых и сифоновых водорослей. Наличие симметричного жгутикового аппарата даже у многожгутиковых зооспор, закрытого, центрического или ацентрического митоза, а главное, устойчивого телофазного веретена позволяет искать родственные связи с вольвоксовыми водорослями Pedinomonas-типа.

Conjugatophyceae представляют собой хорошо очерченную группу одноклеточных и нитчатых многоклеточных водорослей, лишенных подвижных стадий в жизненном цикле, с половым процессом в виде конъюгации. Их филогенетические связи с остальными классами зеленых водорослей остаются проблематичными. Все попытки обнаружить следы существования подвижной стадии пока безрезультатны. Митоз с продолжительным сохранением телофазного веретена указывает на связь конъюгат с той линией улотриксовых, которая берет начало от монадных форм Pyramimonas-типа.

Если проследить, как распределяются типы митоза в различных классах водорослей (см. таблицу), то улавливается четкая закономерность: у филогенетически более пластичных с чертами прогрессивной эволюции вольвоксовых и улотриксовых разнообразие типов митоза представлено наиболее широко, и среди них закрытые и полузакрытые центрические явно доминируют. Как отсутствие ацентрических митозов у вольвоксовых согласуется с монадным типом их организации, так и отсутствие центрических у *Conjugatophyceae* обусловлено тем, что они лишены подвижной стадии в жизненном цикле.

Хлорококковые, конъюгаты и сифоновые, представляющие слепые ветви развития с выраженными чертами специализации, характеризуются сравнительным единообразием картин митоза. В частности, у хлорококковых явно превалирующим оказывается полузакрытый, центрический митоз, в то время как у сифоновых — закрытый, как центрический, так и ацентрический. Закрытый митоз при сифонном строении таллома имеет большое биологическое значение, поскольку сохраняющаяся во время всего митоза ядерная оболочка представляет собой естественный барьер, обеспечивающий строгую изоляцию близко расположенных друг около друга хромосомных наборов соседних ядер. У конъюгат для одноклеточных форм характерен открытый ацентрический митоз, а для многоклеточных — закрытый, ацентрический. Если принять во внимание еще и особенности цитокинеза последних, свидетельствующие о существовании общих корней с той группой улотриксовых, которая обнаруживает связь с монадами Pyramimonas-типа клеточной организации, то напрашивается предположе-

ние, что внутри этой группы (*Conjugatophyceae*), вероятно, очень рано произошло разделение на две ветви с дальнейшим независимым дивергентным развитием в направлении ярко выраженной специализации. При этом у одноклеточных форм наибольшего прогресса достиг митоз, а у многоклеточных—цитокинез.

Не подлежит сомнению и тот факт, что уже на монадной ступени развития водорослей в пределах класса *Volvocophyceae* сформировались основные типы митоза. Поэтому морфологическое разнообразие каждого из этих типов, выявленное в различных классах, следует рассматривать не как усложняющийся ряд, а как вариации одного и того же типа организации. Следовательно, при рассмотрении вопросов эволюции ядерного аппарата имеют значение не столько особенности его строения во время митоза как таковые, сколько общая тенденция распределения основных его типов в различных классах водорослей, иными словами, в соответствии с уровнем их структурной организации. Она такова, что позволяет говорить о реализации здесь действия стабилизирующей формы естественного отбора.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голлербах М. М. Отдел зеленые водоросли (*Chlorophyta*) // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1977. Т. 3. С. 266. — *Седова Т. В.* Основы цитологии водорослей. Л.: Наука, 1977. 172 с. — *Barlow S. B., Cattolico R. A.* Mitosis and cytokinesis in the *Prasinophyceae*. I. *Mantoniella squamata* (Manton and Parke) Desikachary // Amer. J. Bot. 1981. Vol. 68, N 5. P. 606—615. — *Bech-Hansen C. W., Fowke L. C.* Mitosis on *Mougeotia* sp. // Canad. J. Bot. 1972. Vol. 50, N 9. P. 1811—1816. — *Bělař K.* Der Formwechsel der Protistenkerne. Eine vergleichend-morphologische Studie // Ergebn. u. Fortsch. Zool. 1926. S. 235—654. — *Birchem R., Kochert G.* Mitosis and cytokinesis in androgonidia of *Volvox carteri* f. *weismannia* // Protoplasma. 1979. Vol. 100, N 1. P. 1—12. — *Bold H. C.* Life history and cytology of *Protosiphon botryoides* // Bull. Torrey Bot. Club. 1933. Vol. 60, N 4. P. 241—299. — *Braun A.* Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur. Leipzig: Fischer, 1850. 169 S. — *Cáceres E. J., Robinson D. G.* Ultrastructural studies on *Sphaeroplea annulina* (*Chlorophyceae*). Vegetative structure and mitosis // J. Phycol. 1980. Vol. 16, N 3. P. 313—320. — *Coss R. A.* Mitosis in *Chlamydomonas reinhardtii* basal bodies and the mitotic apparatus // J. Cell Biol. 1974. Vol. 63, N 1. P. 325—329. — *Deason T., Darden W. H.* The male initial and mitosis in *Volvox* // Contributions in Phycology. Kansas: Allen Press, 1971. P. 67—79. — *Deason T., O'Kelly J.* Mitosis and cleavage during zoosporogenesis in several coccoid green algae // J. Phycol. 1979. Vol. 15, N 4. P. 371—378. — *Deason T., Ryals P., O'Kelly J., Bullock K.* Fine structure of mitosis and cleavage in *Friedmannia israelensis* (*Chlorophyceae*, *Chlorosarcinaceae*) // J. Phycol. 1979. Vol. 15, N 4. P. 452—457. — *Floyd G. L.* Mitosis and cytokinesis in *Asteromonas gracilis* a well-less green monad // J. Phycol. 1978. Vol. 14, N 4. P. 440—445. — *Floyd G., Stewart K. D., Mattox K. R.* Comparative cytology of *Ulothrix* and *Stigeoclonium* // J. Phycol. 1972a. Vol. 8, N 1. P. 68—81. — *Floyd G. L., Stewart K. D., Mattox K. R.* Cellular organization, mitosis and cytokinesis in the Ulotrichalean alga *Klebsormidium* // J. Phycol. 1972b. Vol. 8, N 2. P. 176—183. — *Fowke L. C., Pickett-Heaps J. D.* Cell division in *Spirogyra*. I. Mitosis // J. Phycol. 1969. Vol. 5, N 3. P. 240—259. — *Geitler L.* Über die Kernteilung von *Spirogyra* // Arch. Protistenkunde. 1930. Bd 71, N 1. S. 79—100. — *Godward M. B. E.* The chromosomes of algae. I. *Chlorophyceae*. London: Edward Arnold (Publishers) Ltd. 1966. P. 1—51. — *Hartmann M.* Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre. Jena: Fischer, 1911. 215 S. — *Hoops H. J., Floyd G. L.* Mitosis, cytokinesis and colony formation in the colonial green alga *Astrephomene gubernaculifera* // Br. Phycol. J. 1982. Vol. 17, N 3. P. 297—310. — *Hudson P., Waaland J.* Ultrastructure of mitosis and cytokinesis in the multinucleate green alga *Acrosiphonia* // J. Cell Biol. 1974. Vol. 62, N 2. P. 274—297. — *Marano F.* Etude ultrastructurale de la division chez *Dunaliella* // J. Microsc. Biol. Cell. 1976. Vol. 25, N 2. P. 279—282. — *Marchant H. J.* Mitosis, cytokinesis and colony formation in the green alga *Sorastrum* // J. Phycol. 1974. Vol. 10, N 1. P. 107—120. — *Marchant H. J.* Cell division and colony formation in the green alga *Coelastrum* (*Chlorococcales*) // J. Phycol. 1977. Vol. 13, N 2. P. 102—110. — *Marchant H. J., Pickett-Heaps J. D.* Ultrastructure and differentiation of *Hydrodictyon reticulatum*. I. Mitosis in the coenobium // Austral. J. Biol. Sci. 1970. Vol. 23, N 6. P. 1173—1186. — *Mattox K. R., Stewart K. D.* A comparative study of cell division in *Trichosarcina polymorpha* and *Pseudendoclonium basiliense* (*Chlorophyceae*) // J. Phycol. 1974. Vol. 10, N 4. P. 447—456. — *Mattox K. R., Stewart K. D.* Cell division in the scaly green flagellate *Heteromastix angulata* and its bearing on the origin of the *Chlorophyceae* // Amer. J. Bot. 1977. Vol. 64, N 8. P. 931—945. — *Molnar K. E., Stewart K. D., Mattox K. R.* Cell division in the filamentous *Pleurastrum* and its comparison with the unicellular *Platymonas* (*Chlorophyceae*) // J. Phycol. 1974. Vol. 11, N 2. P. 287—296. — *Norris R. E.*,

Pearson B. R. Fine structure of *Pyramimonas parkeae* sp. nov. (*Chlorophyta*, *Prasinophyceae*) // Arch. Protistenkunde. 1975. Bd 117, N 1/2. S. 192—213. — *Pearson B. R.*, *Norris R. E.* Fine structure of cell division in *Pyramimonas parkeae* Norris et Pearson (*Chlorophyta*, *Prasinophyceae*) // J. Phycol. 1975. Vol. 11, N 1. P. 113—124. — *Pickett-Heaps J. D.* The behaviour of the nucleolus during mitosis in plants // Cytobios. 1970a. Vol. 6, N 1. P. 69—78. — *Pickett-Heaps J. D.* Mitosis and autospore formation in the green alga *Kirchneriella lunaris* // Protoplasma. 1970b. Vol. 70, N 3/4. P. 325—347. — *Pickett-Heaps J. D.* Cell division in *Tetraëdron* // Ann. Bot. 1972. Vol. 36, N 147. P. 693—701. — *Pickett-Heaps J. D.* Cell division in *Bulbochaete*. I. Division utilising the wall rings // J. Phycol. 1973a. Vol. 9, N 4. P. 408—420. — *Pickett-Heaps J. D.* Cell division and wall structure in *Microspora* // New Phytol. 1973b. Vol. 72, N 2. P. 347—355. — *Pickett-Heaps J. D.* Cell division in *Tetraspora* // Ann. Bot. 1973c. Vol. 37, N 153. P. 1017—1025. — *Pickett-Heaps J. D.* Cell division in *Bulbochaete*. II. Hair cell formation // J. Phycol. 1974. Vol. 10, N 2. P. 148—164. — *Pickett-Heaps J. D.* Green algae: structure, reproduction and evolution in selected genera. Massachusetts: Sinauer Associates, 1975. 606 p. — *Pickett-Heaps J. D.*, *Fowke L. C.* Cell division in *Oedogonium*. I. Mitosis, cytokinesis and cell elongation // Austral. J. Biol. Sci. 1969. Vol. 22, N 4. P. 857—894. — *Pickett-Heaps J. D.*, *Fowke L. C.* Cell division in *Oedogonium*. II. Nuclear division in *O. cardiacum* // Austral. J. Biol. Sci. 1970. Vol. 23, N 1. P. 71—92. — *Pickett-Heaps J. D.*, *McDonald K. L.* *Cylindrocapsa*: cell division and phylogenetic affinities // New Phytol. 1975. Vol. 74, N 2. P. 235—241. — *Pickett-Heaps J. D.*, *Ott D. W.* Ultrastructural morphology and cell division in *Pedinomonas* // Cytobios. 1974. Vol. 11, N 1. P. 41—58. — *Pickett-Heaps J. D.*, *Staehelin L. A.* The ultrastructure of *Scenedesmus* (*Chlorophyceae*). II. Cell division and colony formation // J. Phycol. 1975. Vol. 11, N 2. P. 186—202. — *Schussnig B.* Handbuch der Protophytenkunde. Jena: Fischer, 1953. Bd I. 636 S.; 1960. Bd II. 1144 S. — *Scott J. L.*, *Bullock K. W.* Ultrastructure of the cell division in *Cladophora*. Pregametangial cell division in the haploid generation of *Cladophora flexuosa* // Canad. J. Bot. 1976. Vol. 54, N 3. P. 1546—1560. — *Sluiman H. J.* Mitosis and cell division in *Cylindrocapsa geminella* (*Chlorophyceae*) // J. Phycol. 1985. Vol. 21, N 4. P. 523—532. — *Stewart K. D.*, *Mattox K. R.*, *Chandler C. D.* Mitosis and cytokinesis in *Platymonas subcordiformis*, a scaly green monad // J. Phycol. 1974. Vol. 10, N 1. P. 65—79. — *Stewart K. D.*, *Mattox K. R.*, *Floyd G. L.* Mitosis, cytokinesis, the distribution of plasmodesmata and other cytological characteristics in the *Ulotrichales*, *Ulvales* and *Chaetophorales*: phylogenetic and taxonomic considerations // J. Phycol. 1973. Vol. 9, N 2. P. 128—141. — *Strasburger E.* Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreiche, nebst einem Anhang über Befruchtung. Jena: Fischer, 1888. 392 S. — *Triemer R. E.*, *Brown R. M.*, *Jr.* Cell division in *Chlamydomonas moewusii* // J. Phycol. 1974. Vol. 10, N 4. P. 419—433. — *Tröndle A.* Der Nucleolus von *Spirogyra* und die Chromosomen höherer Pflanzen // Z. Bot. 1912. Bd 4. S. 128—139. — *Wilson H.*, *Wanka F.*, *Linskens H.* The relationship between centrioles microtubules and cell plate initiation in *Chlorella pyrenoidosa* // Planta. 1973. Bd 109, N 3. S. 259—267. — *Woods J.*, *Triemer R.* Mitosis in the octaflagellate prasinophyte *Pyramimonas amylifera* (*Chlorophyta*) // J. Phycol. 1981. Vol. 17, N 1. P. 81—90.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 4 V 1989.

SUMMARY

Mitosis is considered to be one of the most important integral factors of the *Chlorophyta* evolution. Six types of mitosis are proposed in accordance with the nuclear wall behaviour peculiarities and the centriole presence: closed, semi-closed and opened, and centric or acentric accordingly. There are certain regularities in the mitosis types distribution between the classes of green algae: the diversity of mitosis types is presented more widely in *Volvocophyceae* and *Ulotrichophyceae* which are very plastic. *Chlorococcophyceae*, *Conjugatophyceae* and *Siphonophyceae* (reffered to the impasse trends of development) are characterized by the comparatively monotypic mitosis.

УДК 581.3 : 582.585

О. П. Камелина

РАЗВИТИЕ МУЖСКИХ И ЖЕНСКИХ ЭМБРИОНАЛЬНЫХ СТРУКТУР В СЕМЕЙСТВЕ *MARANTACEAE*

O. P. KAMELINA. THE DEVELOPMENT OF MALE AND FEMALE EMBRYONIC STRUCTURES IN THE *MARANTACEAE* FAMILY

Для сем. *Marantaceae* на примере представителей 3 родов впервые описано развитие пыльника и пыльцевых зерен. Характерно наличие неравномерно-многослойного, рано лизирующего клеточного тапетума, замещение функций тапетума средними слоями, интенсивно выделяющими слизь. Подробно прослежено развитие семяпочки и зародышевого мешка у ранее не исследованного вида *Calathea louisae*. Отмечены отличия в эмбриологических признаках между родами *Calathea*, *Maranta* и *Ctenanthe*. Комплекс эмбриологических признаков подтверждает принадлежность сем. *Marantaceae* к порядку *Zingiberales* и его близость с сем. *Cannaceae*.

Тропическое сем. *Marantaceae* представлено 30 родами, в которых насчитывается около 370—400 видов, распространенных в тропических и субтропических лесах Америки и Африки (род *Thalia*) (Тахтаджян, 1966, 1987).

Эмбриологически сем. *Marantaceae* изучено недостаточно. В литературе практически отсутствуют сведения по развитию пыльника, за исключением данных о сукцессивном образовании тетрад микроспор (Schnarf, 1931) и о том, что зрелое пыльцевое зерно 2-клеточное (Поддубная-Арнольди, 1982).

Внимание исследователей привлекалось к особенностям развития и строения семяпочки, зародышевого мешка и семени, в котором отмечалось наличие перисперма. Эти структуры исследованы в той или иной степени у представителей родов *Thalia*, *Phrynium*, *Calathea* и *Maranta* (Gris, 1860; Hofmeister, 1861; Jönsson, 1881; Humphrey, 1896; Ролл, Ильев, 1912; Schachner, 1924; Venkateswarlu, 1937). Наряду с ними отдельные стадии эмбриогенеза описаны у *Calathea picturata* и *Stromanthe lutea* (Mauritzon, 1936). Более подробно прослежены анатомические и морфологические изменения в развивающихся семяпочке и семени у *Calathea picturata*, *Thalia dealbata*, *Pleiostachya pruinosa*, *Maranta leuconeura* и фрагментарно в сравнении с ними у видов *Stromanthe* и *Ischnosiphon* (Grootjen, 1983).

Таким образом, если для описания особенностей развития женских эмбриональных структур при составлении эмбриологической характеристики сем. *Marantaceae* можно было использовать литературные данные и ограничиться ими, то почти все признаки мужских эмбриональных структур предстояло выяснить.

В связи с этим было проведено детальное исследование развития пыльника и пыльцевого зерна у 3 представителей семейства и параллельно с ним — развития семяпочки и зародышевого мешка, результаты которого изложены в настоящей статье и вошли в эмбриологическую характеристику сем. *Marantaceae* в V том «Сравнительной эмбриологии цветковых растений».

Материал и методика

Исследовались *Calathea louisae*, *Ctenanthe lubbersiana* и *Maranta leuconeura*. Это многолетние травы с симподиально ветвящимися корневищами и стеблями с двурядно расположенными крупными листьями, у которых хорошо развито незамкнутое влагалище. На черешке листа около прикрепления пластинки всегда имеется характерное утолщенное сочленение. Листья овальные (*Maranta*, *Ctenanthe*), продолговато-ланцетные (*Calathea*), асимметричные, с крупной центральной жилкой, пестро-пятнистые (*Maranta*, *Ctenanthe*) или с разноцветными полосами (*Calathea*), бархатистые, с лиловым отливом нижней стороны. Соцветие сложное, верхушечное с прицветными кроющими листьями на облиственном стебле (*Calathea*, *Ctenanthe*) или на безлистном цветоносе, идущем от корневища (*Maranta*). Цветки зигоморфные, бело-розовые или сиреневые, некрупные, быстро опадающие. Чашелистики свободные, лепестки сросшиеся в трубку. У всех 3 видов в цветке развивается только одна фертильная тычинка с крупным пыльником и лепестковидной нитью, сросшейся с трубкой венчика, и по 2 специфического строения стаминодия. Короткий и толстый столбик изогнут так, что рыльце своей сосочковидной поверхностью направлено вниз и в сторону от тычинки, что исключает возможность самоопыления. Механизм опыления приспособлен к определенному типу опылителей (Морщихина, 1982), поэтому в культуре эти виды не плодоносят. Плод — коробочка.

Родина — тропические леса Южной Америки. Все 3 вида выращиваются как декоративные комнатные растения.

Материал собирали в оранжереях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград). Бутоны разной величины и цветки фиксировали в смеси FAA. Для обработки материала применяли общепринятые цито-эмбриологические методики. Материал резали на 4—12 мкм. Постоянные препараты окрашивали тройной окраской (кислый фуксин по Фельгену—гематоксилин Эрлиха—алциановый синий). Рисунки выполняли с помощью рисовального аппарата РА-4 и микроскопа «Ergavál».

Результаты исследования

Пыльник, пыльцевое зерно. Развитие мужских эмбриональных структур у всех исследованных видов протекает идентично, поэтому ниже приводится обобщенная характеристика процессов их становления с конкретным указанием различий, наблюдаемых у каждого вида.

Пыльник 2-гнездный, однотековый, с довольно массивным связником, в центре которого проходит проводящий пучок (рис. 1, *3*, *6*, *9*). Вскрывается пыльник продольной щелью, интрорзно. Перед вскрытием перегородка между гнездами разрушается (рис. 1, *18*, *22*). Для исследованных видов характерно образование в постмейотический период плацентоидов — выростов стерильной ткани со стороны связника, вдающихся внутрь каждого гнезда. Они хорошо развиты у *Maranta* и *Ctenanthe* (рис. 1, *16*, *18*, *22*) и значительно слабее у *Calathea* (рис. 1, *14*, *20*).

Формирование стенки гнезда пыльника происходит довольно своеобразно в течение премейотического и в начале мейотического периодов развития пыльника. В меристематическом бугорке, будущем гнезде пыльника, в субэпидерме выделяется тяж из 2—3 археспориальных клеток, которые делятся периклинально, образуя первичный париетальный и спорогенный слои. Клетки первичного париетального слоя формируют стенку пыльника путем периклинальных (увеличивающих число слоев) и антиклинальных (увеличивающих число клеток в слое) делений клеток. В результате периклинального деления клеток первичного париетального слоя образуются тапетум и вторичный париетальный слой (рис. 1, *1*). Вторичный париетальный слой делится периклинально на 2 слоя

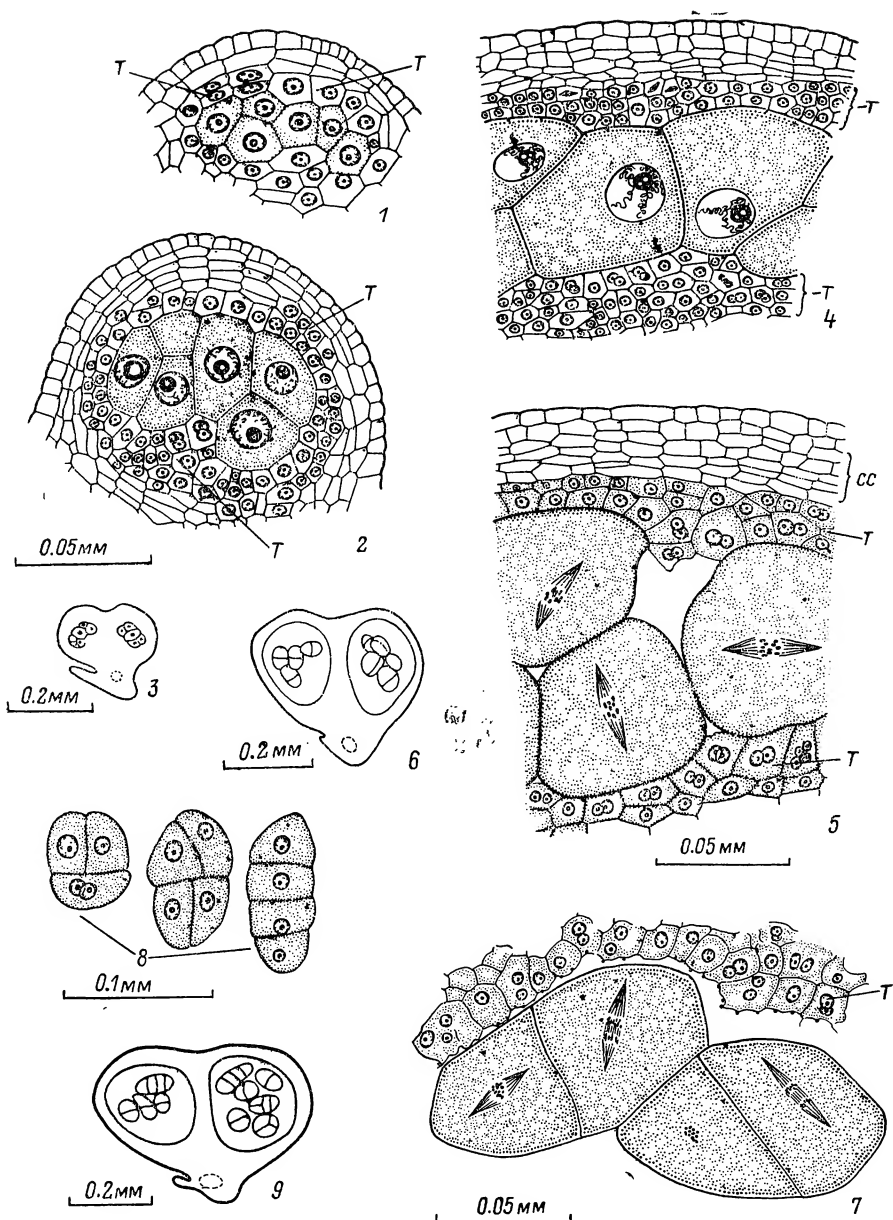
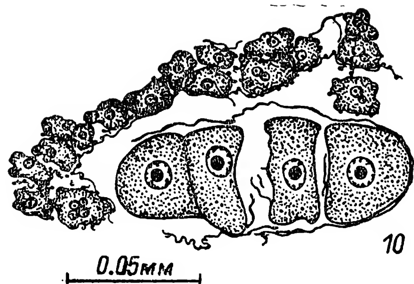
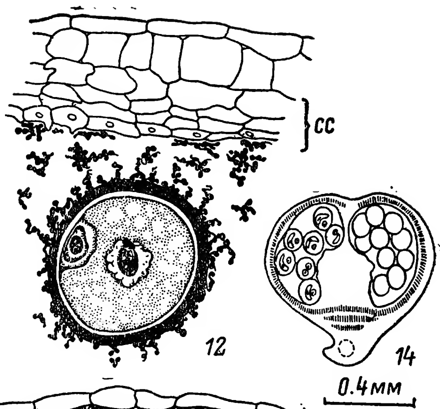
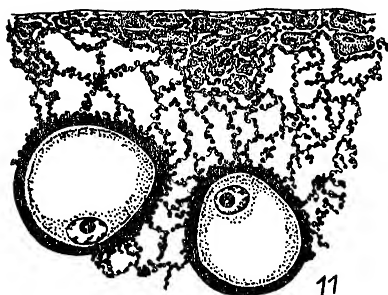


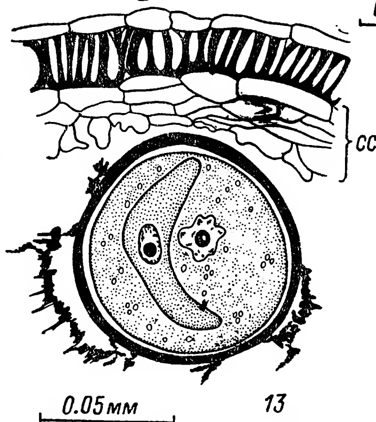
Рис. 1. Развитие пыльника и пыльцевого зерна в сем. *Marantaceae* (*1—14*, *19*, *20* — *Calathea louisae*; *15—18*, *23* — *Ctenanthe lubbersiana*; *21*, *22* — *Maranta leuconeura*).

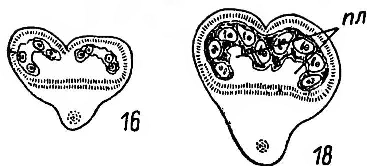
1, *2* — гнездо пыльника со сформированной спорогенной тканью и формирующейся стенкой; *3* — схема пыльника; *4—5* — фрагменты пыльника на стадии мейоза I; *6* — тапетум и диады, мейоз II; *7* — схема пыльника на этой стадии; *8* — тетрады микроспор; *9* — схема пыльника на стадии; тетрад; *10* — тапетум и распадающаяся на отдельные микроспоры тетрада; *11* — тапетум и микроспоры, пространство между которыми заполнено гранулами и слизью; *12*, *13*, *15* — фрагменты пыльников с 2-клеточными пыльцевыми зернами; *14*, *16* — схемы пыльников на этой стадии; *17*, *18* — фрагмент и схема пыльника с 2-клеточными пыльцевыми зернами, пространство между которыми заполнено слизью; *19*, *21* — фрагменты и *20*, *22*, *23* — схемы зрелого и вскрывшегося пыльника. *пл* — плацентоид, *сс* — средние слои, *т* — тапетум.

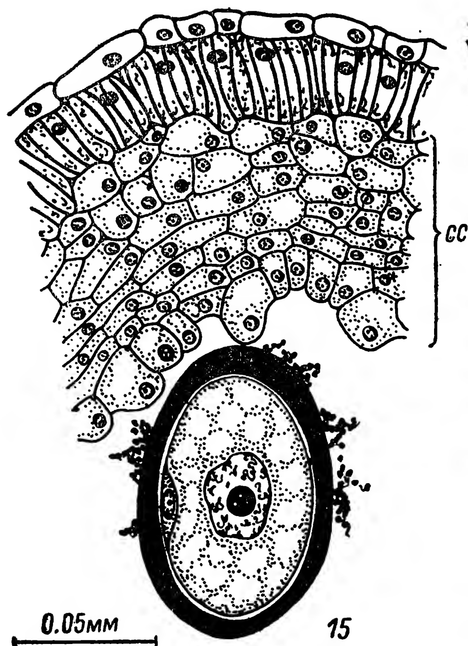

10
0.05мм

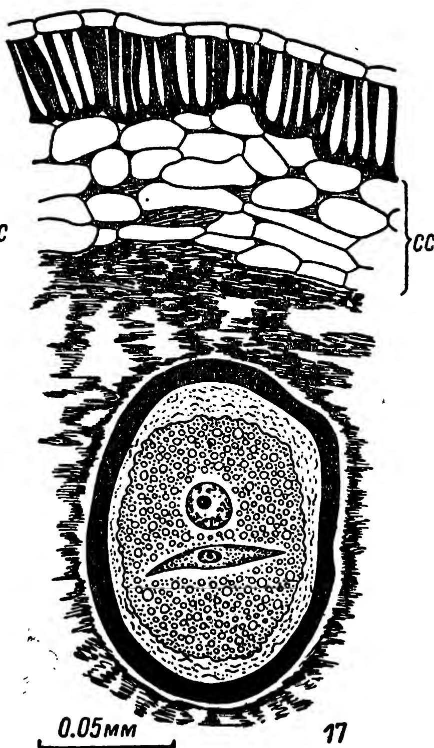

сс
12
14
0.4мм


11


сс
0.05мм
13


пл
16
18


сс
0.05мм
15


сс
0.05мм
17

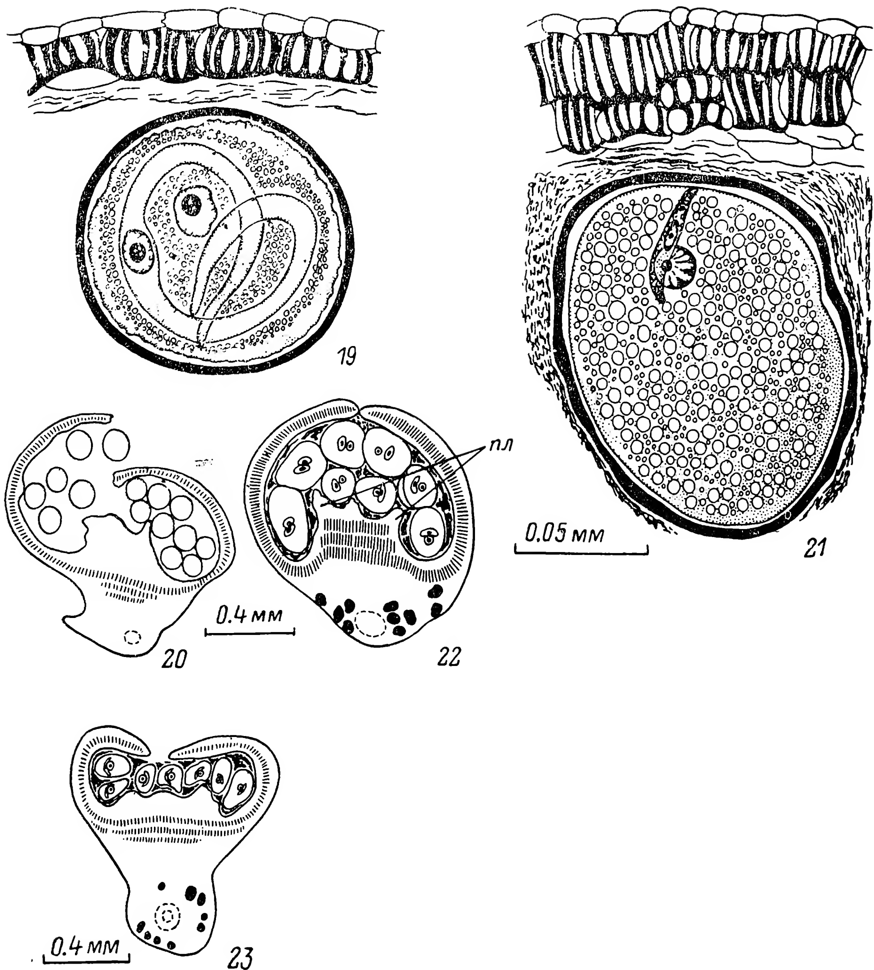


Рис. 1 (*продолжение*).

(рис. 1, *1*), в которых снова проходят периклинальные деления и образуются 5—6 (*Calathea*, *Maranta*) или до 8 (*Ctenanthe*) средних слоев (рис. 1, *2*, *4*, *5*) и эндотеций, у *Maranta* — 2-слойный.

Клетки тапетума сразу же после образования активно делятся и периклинально, и антиклинально, формируя неравномерно-многослойный тапетум (рис. 1, *1*, *2*, *4*, *5*), а иногда врастают между микроспороцитами, окружая их со всех сторон.

Сформированная стенка гнезда пыльника состоит из эпидермы, эндотеция (у *Maranta* — 2-слойного), 5—8 средних слоев и тапетума, число слоев которого варьирует (рис. 1, *4*, *5*). Наименьшее число слоев тапетума (1—3) у *Maranta*.

Классифицируя такой довольно сложный способ формирования стенки пыльника в сем. *Marantaceae*, следует отметить, что образование тапетума происходит после деления первичного париетального слоя. Это соответствует двудольному типу (Davis, 1966). Проходящие затем периклинальные деления во всех слоях, к тому же одновременно в тапетуме и вторичном париетальном слое (рис. 1, *1*), значительно увеличивают число слоев в стенке пыльника, что скорее характерно для основного типа. Однако в связи с тем что в результате деления клеток тапетума происходит образование дополнительных слоев самого тапетума,

а средние слои формируются за счет деления слоев — производных вторичного париетального слоя, и формирование стенки происходит в центробежном направлении (рис. 1, *2*, *4*, *5*), такой способ, очевидно, следует рассматривать как усложненную вариацию двудольного типа.

В мейотический и постмейотический периоды происходит дифференциация и специализация слоев стенки пыльника.

Эпидерма окружает весь пыльник. Деления ее клеток проходят только в антиклинальном направлении. На ранних стадиях клетки эпидермы небольшие, с тонкими оболочками (рис. 1, *2*, *4*). В процессе развития пыльника клетки эпидермы изменяются по величине и вытягиваются в тангентальном направлении (рис. 1, *5*, *12*, *13*). В зрелом пыльнике эпидерма сохраняется, представлена тонкостенными, плоскими, удлиненными клетками (рис. 1, *17*, *19*, *21*), кутикула на их поверхности не обнаружена.

Эндотеций — производное вторичного париетального слоя. На ранних стадиях он не отличается от прилегающих средних слоев (рис. 1, *4*, *5*). Только к моменту образования генеративной клетки в пыльцевых зернах клетки эндотеция заметно увеличиваются (рис. 1, *12*), у *Ctenanthe* — в то же время, а у *Calathea* — только ко времени перемещения генеративной клетки к центру вегетативной в них появляются фиброзные утолщения (рис. 1, *13*, *15*). У *Maranta*, как уже упоминалось, эндотеций 2-слойный, оба слоя с фиброзными утолщениями (рис. 1, *21*). В зрелом пыльнике эндотеций сохраняется, клетки его не очень крупные, с фиброзными поясками (рис. 1, *17*, *19*, *21*). По типу эндотеция дифференцируются 2—3 слоя со стороны связника, так что фиброзные слои окружают теку по периметру (рис. 1, *14*, *16*, *18*, *22*).

Средние слои — производные вторичного париетального слоя. Их образуется 5—7 (рис. 1, *4*, *5*), у *Ctenanthe* — до 8 (рис. 1, *15*). На ранних стадиях клетки средних слоев плоско-удлиненные, отличаются от тапетума наличием вакуолей и светлой, неплотной цитоплазмой, кроме слоя, примыкающего к тапетуму, у которого она более плотная. Развитие средних слоев у исследованных видов несколько различно. У *Calathea louisae* после лизиса тапетума клетки средних слоев увеличиваются в размерах, оболочки их становятся изогнутыми, некоторые клетки выпячиваются в полость гнезда и выделяют незначительное количество слизи (рис. 1, *13*), которая довольно быстро исчезает. Средние слои постепенно разрушаются и в зрелом пыльнике не сохраняются (рис. 1, *19*). У *Maranta* и *Ctenanthe* после исчезновения тапетума ранее уплощенные, с плотной цитоплазмой клетки среднего слоя, примыкавшего к тапетуму, заметно изменяются. Они увеличиваются, вакуолизируются, некоторые из них становятся пузыревидными или вдаются в полость гнезда (рис. 1, *15*) и интенсивно выделяют слизь полисахаридной природы (рис. 1, *17*). Клетки остальных средних слоев также увеличиваются и ослизняются. Все довольно крупные межклетники в средних слоях и плацентоидах, а отдельные клетки целиком заполняются слизью (рис. 1, *17*), которая присутствует в полости гнезд пыльника, окружая пыльцевые зерна, до самого вскрытия пыльника (рис. 1, *21—23*). Разрушение средних слоев у этих видов происходит медленно, и часто даже к моменту вскрытия пыльников отдельные клетки одного или двух слоев сохраняются (рис. 1, *21*).

Тапетум — гетерогенный, производное первичного париетального слоя в стенке пыльника и активной меристемы со стороны связника. Развитие тапетума происходит довольно специфично. Как указывалось выше, в стенке пыльника, а особенно со стороны связника, тапетум представлен многослойной тканью, причем число слоев ее не стабильно. Клетки тапетума сразу после формирования интенсивно делятся, кариокинез сопровождается цитокинезом, поэтому они небольшие и в основном одноядерные (рис. 1, *2*, *4*). Только во время мейоза I некоторые клетки наружной части тапетума и многие клетки внутренней части тапетума становятся 2-ядерными (редко 4-ядерными у *Calathea*)

и незначительно увеличиваются (рис. 1, *4*, *5*). У *Maranta*, тапетум которой 1—3-слойный, его клетки более крупные, чем у *Calathea* и *Ctenanthe*. Во время мейоза II оболочки клеток тапетума, и в первую очередь примыкающих к микроспороцитам, растворяются, и начинается выделение из протопластов за плазмалемму гранул полленкита (или трифина?) (рис. 1, *7*, *10*). Наиболее интенсивным этот процесс становится после разобщения микроспор из тетрад. Тяжи слизи и гранулы полленкита окружают и протопласты тапетума, и микроспоры, заполняя все пространство между ними (рис. 1, *11*). На этой стадии заметна тонкая вторичная оболочка вокруг протопластов тапетума. Орбикулы не обнаружены. Лизис тапетума и его дегенерация проходят очень быстро, причем протопласты клеток тапетума лизируются, практически оставаясь в своем изначальном положении (рис. 1, *11*). У *Maranta* и *Ctenanthe* тапетум полностью лизируется еще до деления ядра микроспоры, а у *Calathea* — к моменту его деления. На стадии 2-клеточного пыльцевого зерна, когда генеративная клетка находится еще у стенки, даже остатков тапетума в пыльнике не наблюдается, заметно лишь небольшое количество гранул полленкита вокруг пыльцевых зерен (рис. 1, *12*, *17*).

Таким образом, тапетум в сем. *Marantaceae* можно классифицировать как клеточный секреторный без реорганизации, рано лизирующийся и обладающий своеобразными чертами.

В зрелом пыльнике стенка представлена уплощенными клетками эпидермы, эндотецием с фиброзными утолщениями (однослойным у *Calathea* и *Ctenanthe* и двуслойным у *Maranta*), 1—2 средними слоями (*Ctenanthe* и *Maranta*) или деструктурированными остатками оболочек их клеток (*Calathea*) (рис. 1, *19*, *21*). У *Maranta* и *Ctenanthe* в связнике вокруг проводящего пучка выделяются крупные клетки, заполненные танинами (рис. 1, *22*, *23*). Плацентоиды частично сохраняются до самого вскрывания пыльника (рис. 1, *18*, *20*, *22*). У *Ctenanthe* и *Maranta* пространство между пыльцевыми зернами заполнено слизью (рис. 1, *22*, *23*) в отличие от *Calathea* (рис. 1, *20*), где она отсутствует.

В микроспорогенезе марантовых также отмечены характерные особенности. Спорогенные клетки являются производными археспория. Митозы в них заканчиваются задолго до окончания формирования стенки пыльника (рис. 1, *1*). Спорогенная ткань 1—2-слойная (на поперечном срезе гнезда). Клетки ее, крупные в премейотический период (рис. 1, *1*, *2*), значительно увеличиваются, становясь микроспороцитами, к профазе мейоза I (рис. 1, *4*). В сравнении с окружающими их клетками тапетума микроспороциты выглядят гигантскими клетками с большими ядрами и светлой гомогенной цитоплазмой (рис. 1, *2*, *4*).

Образование тетрад микроспор происходит по сукцессивному типу (рис. 1, *5*, *7*). Мейоз протекает без нарушений, синхронно в микроспороцитах всего пыльника (рис. 1, *4*—*7*, *9*). Каллозная оболочка микроспороцитов, диад и тетрад очень тонкая, без утолщений. Тетрады микроспор различной формы — линейные, крестообразные, Т-образные, изобилатеральные, с довольно крупными микроспорами, цитоплазма которых плотная, с включениями (рис. 1, *8*, *10*). После разобщения из тетрад микроспоры различной формы, с ядром в центре клетки и с тонкой оболочкой. Как указывалось выше, именно на этой стадии происходит интенсивное выделение гранул и слизи, которые практически заполняют всю полость гнезда, окружая все микроспоры, а затем толстым слоем откладываются на их поверхности, утолщая оболочки, особенно значительно у *Ctenanthe* (рис. 1, *15*). Микроспоры округляются, вакуолизируются, ядро смещается в пристенное положение (рис. 1, *11*), где делится, в результате чего образуются генеративная и вегетативная клетки (рис. 1, *12*, *15*). В оболочке генеративной клетки, находящейся в пристенном положении, отмечено наличие каллозы, которая исчезает по мере передвижения генеративной клетки внутрь вегетативной. Генеративная клетка сразу после образования имеет линзовидную форму, она небольшая у *Maranta* и *Ctenanthe* (рис. 1, *15*), и более крупная

и выпуклая у *Calathea*, это же относится и к величине ее ядра. В вегетативной клетке вначале наблюдается крупная вакуоль, затем — многочисленные мелкие, ядро ее крупное, лопастное, с большим ядрышком (рис. 1, *12*, *15*). Постепенно в цитоплазме появляются гранулы запасных веществ, а вакуоли исчезают (рис. 1, *13*, *17*). Генеративная клетка у *Calathea* заметно увеличивается и разрастается (рис. 1, *13*) в отличие от *Marantha* и *Ctenanthe*, у которых она меньших размеров (рис. 1, *17*). Зрелое пыльцевое зерно 2-клеточное. У *Calathea* пыльцевое зерно округлое, генеративная клетка длинная, лентовидная, спирально скрученная, с большим количеством гомогенной цитоплазмы без запасных веществ и овальным, с большим ядрышком ядром, расположенным в центре клетки. Ядро вегетативной клетки округлое или слегка лопастное, цитоплазма заполнена гранулами запасных веществ (рис. 1, *19*). У *Maranta* и *Ctenanthe* пыльцевые зерна очень крупные, часто неправильной формы, генеративная клетка с небольшим овальным ядром и ядрышком, веретеновидная, со слегка изогнутыми концами, как правило, соприкасается с ядром вегетативной клетки, образуя ед. ный комплекс (рис. 1, *21*). Цитоплазма вегетативной клетки заполнена запасными веществами.

В развитии пыльцевого зерна у *Ctenanthe* обращает на себя внимание стадия, когда между интиной и плазмалеммой наблюдается широкая зона, заполненная слизью (рис. 1, *17*), значительно сужающаяся к моменту созревания пыльцевого зерна.

Семяпочка, зародышевый мешок. Развитие женских эмбриональных структур подробно прослежено у ранее не исследованного вида *Calathea louisae* и фрагментарно у *Maranta leuconeura* и *Ctenanthe lubbersiana*.

В завязи развивается одна базально прикрепленная прямостоячая семяпочка, динамика и последовательные стадии развития которой от спорогенной клетки до зрелого зародышевого мешка схематически показаны на рис. 2, *1—7*. Вследствие специфических закладок и асимметричного роста интегументов и нуцеллуса происходит поворот и изгибание семяпочки, в результате которых она становится ана-кампилотропной.

Нуцеллус в семяпочке массивный, своеобразного строения. На ранних стадиях он представлен эпидермой и одним париетальным слоем в микропилярной части, 1—2 слоями латеральной части и широкой в основании, многослойной халазальной частью (рис. 3, *1—3*). Эпидерма нуцеллуса, начиная со стадии тетрад мегаспор, делится периклинально, формируя нуцеллярный колпачок (рис. 3, *4—7*). При этом апикальные клетки эпидермы не всегда делятся, а чаще удлиняются и становятся папилловидными, а клетки эпидермы, лежащие на уровне середины зародышевого мешка, делятся многократно, в результате чего образуется 4—5-, иногда 7-слойная латеральная часть нуцеллярного колпачка, а сам он приобретает своеобразную шлемовидную форму (рис. 2, *7*; 3, *8*). Оболочки клеток апикальной части колпачка заметно утолщаются, особенно примыкающие к зародышевому мешку (рис. 3, *7*, *8*).

Париетальная ткань представлена одним слоем, который во время ранних стадий развития зародышевого мешка дегенерирует (рис. 3, *1—6*), после чего зародышевый мешок уже с 8-ядерной стадии примыкает микропилярным концом к эпидерме (рис. 3, *7*).

Латеральная, а особенно халазальная части нуцеллуса разрастаются, образуя массивную ткань (рис. 2, *6*, *7*; 3, *7*, *8*).

Со стадии тетрад мегаспор в нуцеллусе выделяются клетки, непосредственно примыкающие к халазальной мегаспоре, а затем к халазальной части зародышевого мешка и антиподам, которые отличаются от остальных клеток нуцеллуса сильно утолщенными оболочками (рис. 3, *4—11*). Очевидно, их можно рассматривать как специализированную гипостазу, участвующую в доставке питательных веществ в зародышевый мешок. Непосредственно к клеткам гипостазы подходит тяж из тонкостенных клеток, идущих по нуцеллусу от проводя-

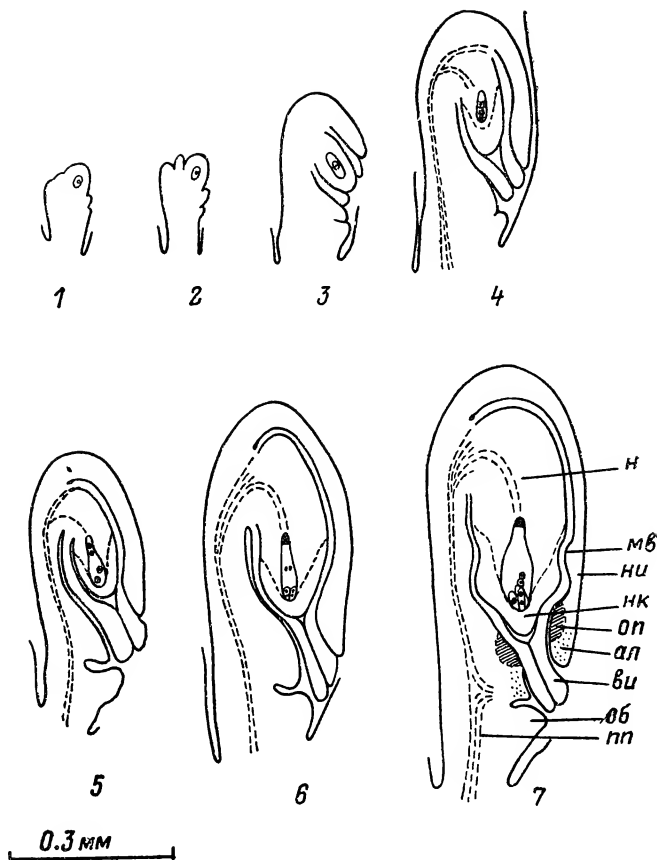


Рис. 2. Динамика развития семяпочки у *Calathea louisae*.

Семяпочка на стадии: *1* — спорогенной клетки; *2*, *3* — мегаспороцита; *4* — тетрады мегаспор; *5* — 4-ядерного зародышевого мешка; *6* — сформированного и *7* — зрелого зародышевого мешка. *нк* — нуцеллярный колпачок, *мв* — микропилярный воротничок, *н* — нуцеллус, *ни* — наружный интегумент, *ви* — внутренний интегумент, *пп* — проводящий пучок, *об* — обтуратор; зоны, формирующие: *оп* — оперкулюм, *ал* — ариллоид.

щего пучка семяпочки (рис. 2, *4*—*7*). В нуцеллусе накапливается крахмал. Массивный нуцеллус характеризует семяпочку как крассинуцеллятную (рис. 2, *7*).

Семяпочка *Calathea louisae* с 2 интегументами. Закладка их происходит на стадии археспория. Их бугорки (валики) уже хорошо различимы на стадии спорогенной клетки (рис. 2, *1*; 3, *1*). Внутренний интегумент опережает в росте наружный, и на стадии тетрад мегаспор он смыкается над нуцеллусом (рис. 2, *4*). Микропиле образовано внутренним интегументом (рис. 2, *6*, *7*), который формирует довольно длинный эндостом и немного выступает за пределы наружного (рис. 2, *7*). Внутренний интегумент состоит из 2 слоев клеток, в микропилярной части он 4—5-слойный. Наружный интегумент в зрелой семяпочке 5-слойный, расширяющийся в микропилярной части до 12—14 слоев. Неравномерное разрастание нуцеллярного колпачка и наружного интегумента приводит к тому, что микропилярная часть интегументов, примыкающая к нуцеллусу, приобретает извилистый профиль (рис. 2, *7*). На стадии зрелого зародышевого мешка во внутренних слоях наружного интегумента на уровне, где заканчивается нуцеллярный колпачок, начинаются периклинальные деления клеток, в результате которых формируется вырост интегумента, вдающийся в нуцеллус

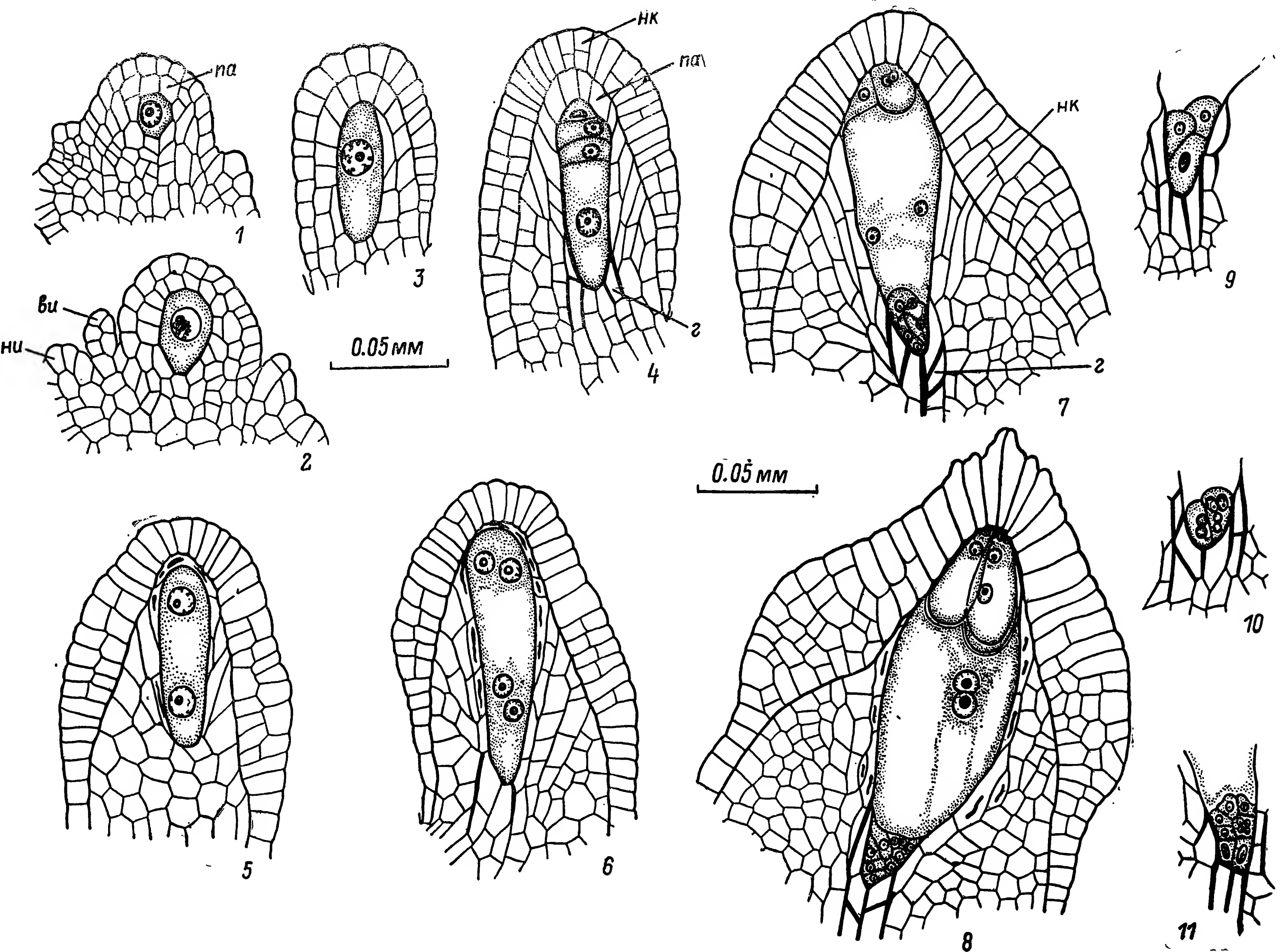
(рис. 2, *7*), названный «микропилярным воротничком» (Mauritzon, 1936; Grootjen, 1983). На этой же стадии во внутренних слоях расширенной микропилярной части наружного интегумента в районе верхушки нуцеллярного колпачка выделяется группа клеток, в которых проходят многочисленные деления, за счет чего в дальнейшем формируется оперкулюм (рис. 2, *7*). В наружных слоях этой же части интегумента проходят интенсивные деления клеток, дающие начало ариллоиду. Образование микропилярного воротничка и оперкулюма завершается на ранних стадиях развития семени, ариллоида — на более поздних (Grootjen, 1983), чего мы не могли наблюдать из-за отсутствия материала.

Фуникулус семяпочки прямой, широкий, с обтуратором (рис. 2, *6*, *7*). По нему проходит довольно массивный проводящий пучок, ответвляющийся в вырост наружного интегумента со стороны фуникулуса и подходящий к основанию нуцеллуса (рис. 2, *7*).

М е г а с п о р о г е н е з. Археспорий одноклеточный. Археспориальная клетка — более крупная, чем остальные клетки нуцеллуса, расположенные под эпидермой — делится периклинально на париетальную и спорогенную клетки. Париетальная клетка делится антиклинально, образуя один слой париетальной ткани (рис. 3, *1*). Спорогенная клетка и ее ядро увеличиваются, превращаясь в мегаспороцит, который в течение профазы мейоза значительно разрастается, что происходит одновременно с ростом и самой семяпочки (рис. 2, *1—3*; 3, *2*, *3*). В оболочке мегаспороцита откладывается каллоза, цитоплазма его не очень плотная, с вакуолями, ядро располагается чуть выше середины клетки (рис. 3, *3*). В результате двух следующих друг за другом делений мейоза, сопровождающихся цитокинезом, образуется линейная тетрада мегаспор (рис. 3, *4*). Три микропилярные мегаспоры постепенно дегенерируют, халазальная увеличивается, становится материнской клеткой зародышевого мешка. Ядро ее располагается в центре клетки, в плотной цитоплазме, по полюсам клетки — вакуоли (рис. 3, *3*).

З а р о д ы ш е в ы й м е ш о к моноспорический, развивается из халазальной мегаспоры по Polygonum-типу. Последовательно проходят митозы и 2-, 4- и 8-ядерная стадии развития зародышевого мешка, причем распределение ядер, поляризация и клеткообразование полностью соответствуют данному типу развития (рис. 3, *5—7*). Сформированный зародышевый мешок 7-клеточный, 8-ядерный. За период созревания зародышевого мешка и дифференциации его элементов заметно увеличивается объем зародышевого мешка и величина семяпочки (рис. 2, *6*, *7*; 3, *7*, *8*).

В зрелом зародышевом мешке яйцевой аппарат представлен крупными овальными клетками. Синергиды с ядром в верхней базальной части клетки и вакуолью в апикальной, с хорошо выраженным нитчатым аппаратом. Яйцеклетка с более крупным ядром почти в центре клетки, вакуолями и в базальной, и в апикальной частях клетки. Полярные ядра до оплодотворения не сливаются, находятся в контакте, окружены плотной цитоплазмой и располагаются около яйцевого аппарата. Почти весь объем центральной клетки занимают крупные вакуоли. Оболочка центральной клетки, примыкающая к нуцеллусу, с заметными утолщениями — протуберанцами, направленными внутрь клетки. Антиподы наиболее вариабельны по строению, они могут напоминать яйцевой аппарат и быть одноядерными и в зрелом зародышевом мешке, но с более плотной цитоплазмой (рис. 3, *9*). Чаще ядра в антиподах делятся, и они становятся 2-ядерными (рис. 3, *7*, *10*). Иногда деление ядер сопровождается цитокинезом, и формируется многоклеточный антиподальный комплекс (рис. 3, *8*, *11*). Во всех случаях в оболочке антиподальных клеток, граничащей с клетками гипостазы, образуются выросты, направленные внутрь клеток (рис. 3, *7—11*). Причем у крупных клеток антипод, когда их 3, эти протуберанцы оболочек более заметны (рис. 3, *9*, *10*). У *Maranta leuconeura* и *Ctenanthe lubbersiana*, развитие семяпочки которых было исследовано фрагментарно, все процессы развития



па
1
ви
ни
2
3
0.05 мм
нк
па
г
4
нк
г
7
9
5
6
0.05 мм
8
10
11

женских эмбриональных структур протекают идентично с таковыми у *Calathea louisae*. Имеются лишь отдельные структурные особенности: меньшее число слоев (до 3—4) в латеральной части нуцеллярного колпачка, менее разросшаяся микропилярная часть наружного интегумента, несколько меньшие размеры и самих семяпочек. В зрелом зародышевом мешке *Ctenanthe* отсутствуют крупные вакуоли. Полярные ядра у обоих видов сливаются до оплодотворения, антиподы — 3 одноядерные клетки.

Обсуждение результатов

Проведенное исследование эмбриональных структур у 3 видов, принадлежащих к разным родам сем. *Marantaceae*, позволило для этого семейства выявить многие ранее не известные эмбриологические признаки. Это в первую очередь относится к мужским эмбриональным структурам. Так, для сем. *Marantaceae* характерны: 2-гнездный с плацентоидами пыльник, формирование стенки по двудольному, но осложненному дополнительными делениями типу, многослойная стенка пыльника с 5—7 средними слоями и 1—2-слойным эндотецием, клеточный секреторный, неравномерно-многослойный тапетум, очень крупные микроспороциты, тетрады микроспор различных типов, 2-клеточные, также очень крупные, зрелые пыльцевые зерна. При этом отмечены специфические особенности в процессах развития пыльника и пыльцевого зерна и своеобразие строения отдельных структур. Следует отметить, что пыльник у марантовых вскрывается в бутоне над изогнутым и несозревшим рыльцем. Пыльца попадает в углубление столбика, причем у *Maranta* и *Ctenanthe* она так и остается окруженной слизью, которая накапливается в пыльнике в результате секреторной деятельности средних слоев и плацентоидов. Этим и можно объяснить наличие многочисленных средних слоев и образование плацентоидов в пыльнике, увеличивающих секретирующую поверхность, что в свою очередь обеспечивает образование необходимого количества слизи полисахаридной природы у *Calathea* на непродолжительное время, а у *Maranta* и *Ctenanthe* — до самого вскрытия пыльника. Здесь, очевидно, можно говорить о довольно редко встречающемся и явно выраженном явлении замещения функций слоев стенки пыльника: тапетум — средние слои. Этим, по-видимому, можно объяснить и непродолжительное существование тапетума, так как с момента митоза ядра микроспоры питание развивающихся пыльцевых зерен осуществляется средними слоями. Ярко выраженная функциональная активность тапетума и средних слоев несомненно способствует ускоренному созреванию пыльцевых зерен, которое происходит еще до начала цветения.

Из своеобразных черт, выявленных в развитии мужских эмбриональных структур, можно еще упомянуть незначительное количество каллозы в оболочке микроспороцитов и тетрад микроспор; очень крупные микроспороциты, тетрады микроспор и пыльцевые зерна, и необычного строения спирально скрученную лентовидную генеративную клетку в пыльцевых зернах *Calathea*.

В женских эмбриональных структурах своеобразные черты, отмеченные в строении семяпочки по литературным и оригинальным данным, следующие: характерный, образующий эпистазу, многоклеточный в латеральной части нуцеллярный колпачок; массивная халазальная часть нуцеллуса, сохраняющаяся в виде перисперма в семени; массивная микропилярная часть наружного

Рис. 3. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка у *Calathea louisae*.

1, 2 — спорогенная клетка и мегаспороцит в нуцеллусе семяпочки, закладка интегументов; *3* — мегаспороцит в нуцеллусе; *4—7* — развитие зародышевого мешка из халазальной клетки тетрады, формирование нуцеллярного колпачка, дегенерация париетального слоя, дифференциация гипостазы; *8* — микропилярная часть нуцеллуса со зрелым зародышевым мешком; *9—11* — вариабельность строения антипод. *па* — париетальная ткань, *г* — гипостаза. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

интегумента, формирующая после оплодотворения экзостом, разрастание отдельных участков которого ведет к образованию оперкулюма, ариллоида, отсутствующего у *Thalia* (Grootjen, 1983), и специфического микропилярного воротничка (Mauritzon, 1936). Вырост халазы, внедряющийся в нуцеллус и образующий так называемый periспермальный канал в развивающемся семени, не имеет аналогов у покрытосеменных (Grootjen, 1983). В связи с образованием халазального выроста семяпочка после оплодотворения становится амфитропной, изгибается зародышевый мешок, дуговидно изогнутым становится и зрелый зародыш (Mauritzon, 1936; Grootjen, 1983).

В мегаспорогенезе и развитии зародышевого мешка каких-либо специфических черт у исследованных видов не обнаружено, лишь у *Calathea* отмечена вариабельность строения антипод, что характерно не только для *C. louisae*, но и для видов этого рода, изученных ранее (Mauritzon, 1936). В роде *Maranta* отмечались факты образования многоядерных крупных антипод (Ролл, Ильев, 1912), однако в нашем материале у *M. leuconeura* этого не наблюдалось.

Анализируя эмбриологические признаки сем. *Marantaceae*, следует отметить, что значительная их часть относится к примитивным: наличие плацентоидов, многослойная стенка пыльника, 2-клеточные пыльцевые зерна, массивный нуцеллус, наличие ариллоида и перисперма в семени и др. В то же время многие признаки и особенности развития отдельных структур пыльника и семяпочки говорят об их высокой специализации.

В общем сем. *Marantaceae* довольно однородно по признакам мужских и женских эмбриональных структур, что подтверждается и анализом литературы.

Как видно из описания, каждому роду присущи какие-нибудь индивидуальные черты. Исследование 3 видов разных родов показало, что род *Calathea* отличается от родов *Maranta* и *Ctenanthe* больше, чем последние два друг от друга. Это подтверждает правильность отнесения их к разным подсемействам: *Calathea* — к подсемейству *Phryniceae*, *Maranta* и *Ctenanthe* — к подсемейству *Maranteae* (Тахтаджян, 1987).

Сем. *Marantaceae*, как известно, входит в состав порядка *Zingiberales*, в который наряду с ним включены еще 7 семейств (Тахтаджян, 1987). Кроме сем. *Heliconiaceae* и *Lowiaceae*, остальные семейства в той или иной степени изучены эмбриологически (Поддубная-Арнольди, 1982). Все исследователи, обращавшиеся к этому порядку и ранее, отмечали, что его семейства по многим эмбриологическим признакам сходны (Schnarf, 1931; Mauritzon, 1936; Поддубная-Арнольди, 1982), что говорит о естественности пор. *Zingiberales*. Это же подтверждают данные по анатомии семян (Плиско, 1985).

Сем. *Marantaceae* во всех системах сближается с сем. *Cannaceae*. По эмбриологическим признакам эти семейства также сходны, особенно по строению семяпочки (Mauritzon, 1936). Только у этих двух семейств порядка пыльник редуцирован до одной 2-гнездной теки, у остальных семейств пыльники 4-гнездные (Поддубная-Арнольди, 1982; Тахтаджян, 1987). Судя по описанию развития пыльника у *Canna indica*×*C. sp.* (Tiwari, Gunning, 1986), у этого вида и представителей сем. *Marantaceae* есть общие черты. Это формирование многослойной стенки гнезда пыльника с 2—4 средними слоями и 4—5-слойным тапетумом, состоящим из мелких клеток. Однако авторы отмечают, что после растворения оболочек клеток тапетума наблюдаются выпячивания отдельных его протопластов в полость гнезда, где они контактируют с пыльцевыми зернами, но не сливаются между собой и не образуют периплазмодия. На этом основании авторы называют тапетум *Canna* инвазивным, считая его промежуточным между секреторным и периплазмодиальным типами. Возникает опасение, не принимают ли авторы в этом случае на стадиях развития микроспор—пыльцевых зерен удлинившиеся и разросшиеся клетки внутреннего среднего слоя за клетки тапетума? Если допустить, что развитие пыльника у *Canna* происходит сходно с таковым у марантовых, о чем свидетельствуют ранние стадии

(Tiwari, Gunning, 1986), то можно предположить, что и для этого вида также свойственна высокая функциональная активность средних слоев. К сожалению, у *C. indica* развитие пыльника прослежено и проиллюстрировано не так подробно, чтобы можно было ответить на этот вопрос.

Очевидно, что и для сем. *Cannaceae*, и для других семейств порядка, у которых также отмечено формирование многослойной стенки гнезда пыльника с несколькими средними слоями и 2—3-слойным тапетумом, необходимы дополнительные исследования, чтобы уточнить особенности их развития. Тем более что по поводу определения типа тапетума существуют разночтения (см.: Davis, 1966; Поддубная-Арнольди, 1982).

Подводя краткий итог вышесказанному, отметим следующее. В развитии мужских эмбриональных структур у представителей марантовых отмечены своеобразные черты, скоррелированные между собой.

По эмбриологическим признакам сем. *Marantaceae* довольно однородно и несомненно принадлежит к пор. *Zingiberales*, в котором сближается по комплексу признаков с сем. *Cannaceae*.

Анализ эмбриологических признаков подтверждает естественность пор. *Zingiberales* в принятом объеме (Тахтаджян, 1987).

Выражаю искреннюю благодарность О. Б. Проскуриной за помощь в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Морщихина С. С. Семейство марантовых (*Marantaceae*) // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1982. Т. 6. С. 402—407. — *Плиско М. А.* Порядок *Zingiberales* // Сравнительная анатомия семян. Т. I. Однодольные. Л.: Наука, 1985. С. 206—236. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Характеристики семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М.: Наука, 1982. 352 с. — *Ролл Я., Ильев Д.* Материалы к изучению истории развития зародышевого мешка у некоторых представителей семейств *Zingiberaceae* и *Marantaceae* // Протоколы О-ва испыт. природы. Харьков, 1912. Вып. 1. С. 5—12. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Davis G. L.* Systematic embryology of the *Angiosperms*. New York etc.: Willey a. Sons, 1966. 528 p. — *Gris A.* Note sur l'origine et le mode de formation des canaux perispermigues dans la graine des Marantees // Ann. Sci. Nat. Bot. 4. Ser. 1860. Vol. 13. P. 97—102. — *Grootjen C. J.* Development of ovule and seed in *Marantaceae* // Acta Bot. Neer. 1983. Vol. 32, N 1/2. P. 69—86. — *Hofmeister W.* Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. 2. *Monokotyledon* // Abh. köngl. Sächs. ges. Wiss. 1861. Bd 7. S. 629—760. — *Humphrey J. E.* The development of the seed in the *Scitamineae* // Ann. Bot. 1896. Vol. 10, N 37. P. 1—40. — *Jönsson B.* Ytterligare bidrag till kännedomen om Angiospermernas embryosäckutveckling // Bot. notiser. 1881. S. 169—187. — *Mauritzon J.* Samenbau und Embryologie einiger Scitamineen // Acta Univ. Lund. 1936. Bd 31, Hf 9. S. 1—31. — *Schachner J.* Beiträge zur Kenntnis der Bluten- und Samenentwicklung der Scitamineen // Flora. 1924. N F. 17. Bd 117. S. 16—40. — *Schnarf K.* Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin, 1931. 354 S. — *Tiwari S. C., Gunning B. E. S.* Development of tapetum and microspores in *Canna* L.: an example of an invasive but non-syncytial tapetum // Ann. Bot. (USA). 1986. Vol. 57, N 4. P. 557—563. — *Venkateswarlu J.* A note on the development of the embryo sac in *Phrynium capitatum* // J. Indian Bot. Soc. 1937. Vol. 16. P. 95—98.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 31 III 1989.

SUMMARY

There are some specific features of male and female embryonic structures in *Marantaceae*. The main of them are the following: the multilayer cellular tapetum with its early lysis; change of the function of tapetum by the middle layers, very large pollen grains and the complex structure of an ovule. The *Calathea*, *Maranta* and *Ctenanthe* genera are different in some embryological features. The *Marantaceae* has similar features with the *Cannaceae*, they are closely related

УДК 581.527.5 (477.75)

Я. П. Дидух, С. А. Литвинская, В. В. Новосад

БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ КРЫМСКО-НОВОРОССИЙСКОЙ ПРОВИНЦИИ

Ya. P. DIDUKH, S. A. LITVINSKAYA, V. V. NOVOSAD. BOTANICAL-GEOGRAPHICAL SUBDIVISION INTO DISTRICTS OF THE CRIMEA-NOVOROSSIISK PROVINCE

Рассматриваются вопросы о месте и ранге Крымско-Новороссийского региона, растительность которого по типу поясности, составу формаций, наличию большого числа средиземноморских видов и родов ближе к растительности Средиземноморья, чем к Неморальной области. Регион выделяется в ранге ботанико-географической провинции, относящейся к Евксинской подобласти Средиземноморской области. В состав провинции входят три округа (Горнокрымский, Керченско-Таманский и Новороссийский), включающие 10 районов. В основу выделения последних положен секторальный принцип; в состав районов включены все пояса растительности северного и южного макросклонов гор. Отличия между районами заключаются в специфике формационного состава сообществ отдельных поясов и наличии в них дифференциальных видов.

Вопрос о положении Крымско-Новороссийского фитоценохориона в системе ботанико-географического районирования, как и о его ранге, в литературе дискутируется давно. Это объясняется, с одной стороны, недостаточной разработкой общих принципов и методов районирования горных территорий, а с другой — географическим положением этого региона на границе двух ботанико-географических областей (Средиземноморской и Евразиатской степной), разобщенностью Крыма и Кавказа, относительно небольшой их площадью и наличием горных массивов, по которым неморальная и бореальная растительность вклинивается далеко на восток в глубь материка.

Еще в первых ботанико-географических работах F. Boissier (1867), А. Гризебах (1874), A. Rehmann (1875), Ф. Кеппен (1885), А. Бекетов (1896) указывали на сходство растительного покрова этого региона со Средиземноморьем. Однако его положение в системе районирования определяется не только с позиций сходства растительности, которое признавали все ботаники, а также тем, каким способом можно соединить Кавказский эксклав неморальной растительности с аналогичной растительностью Центральной Европы. Решение этих вопросов зависит от принципов выделения Средиземноморской и Европейской широколиственной областей, границ между ними. Так, В. Н. Агеенко (1890, 1893, 1897), L. Adamovič (1907), С. С. Станков (1926), P. Graebner (1929), В. В. Алехин (1938), В. П. Малеев (1940, 1948), M. Rikli (1943—1948), Е. В. Вульф (1944), А. А. Гроссгейм (1948), E. Schmid (1949, 1970), H. Walter (1956), М. Г. Попов (1963), H. Meusel (1965), Н. И. Рубцов (1965), Р. И. Гагнидзе (1974), Ю. Р. Шеляг-Сосонко и др. (1977), Шеляг-Сосонко, Я. И. Дидух (1980), Дидух (1986) и другие, принимая Средиземноморье в широких границах, обусловленных распространением как вечнозеленых, так и генетически связанных с ними листопадных теплолюбивых гемиксерофильных лесов, а также

других специфических типов растительности, этот регион относили к Средиземноморской области. Согласно другой точке зрения (Margraf, 1942, 1952; Horvat, 1962; Zohary, 1973; Лавренко, Исаченко, 1976; Исаченко, Лавренко, 1980), Средиземноморская область ограничивается распространением вечнозеленых лиственных лесов, а Крым и Кавказ относятся к Европейской области широколиственных лесов.

По вопросу о принадлежности исследуемого региона к высшим единицам районирования, мы примыкаем к первой точке зрения. Главнейшим признаком, отражающим средиземноморский характер растительного покрова, служит тип поясности. Поясность Крыма и Новороссийского округа Кавказа в целом укладывается в тип, характерный для горных систем европейского Средиземноморья (в широком смысле), и аналогична «атлантическому» типу поясности О. С. Гребенщикова (1974) или гумидному типу Г. Вальтера (1974), хотя в Крыму и Новороссийском регионе отсутствуют, с одной стороны, характерные для типичного Средиземноморья вечнозеленые леса и сообщества типа «маквис» или замещающие их хвойные *Pinus brutia*, *P. pinea*, *Cedrus libanotica*, а с другой — еловые, пихтовые, лиственничные леса, а также субальпийский и альпийский пояса, присущие более высоким горам европейского Средиземноморья (Scharfetter, 1936; Walter, 1956; Regel, 1959; Bono, 1961; Horvat, 1962; Wagenitz, 1962; Domac, 1968, и др.). Наряду с этим в нижней части южного макросклона значительное распространение имеют хвойные редколесья из *Juniperus excelsa* и саванноиды, что сближает поясность исследуемого региона с «аридным» переднеазиатско-среднеазиатским типом (Pelt, 1967). Вместе с тем отсутствие подушечников, характерных для последнего типа поясности (Тахтаджян, 1937; Гейдеман, 1940; Rechinger, 1951; Walter, 1956; Margraf, 1959; Regel, 1959; Pelt, 1967; Станюкович, 1973; Zohary, 1973; Вальтер, 1974; Гребенщиков, 1974), и наличие в Крыму в верхней части гор лесов из *Pinus kochiana* с лугово-степным травостоем и горных луговых степей из *Carex humilis* указывают на замещение в верхней части гор южного «аридного» типа северным «континентальным» (Станюкович, 1973), что наблюдается в Малой Азии, на Балканах (Regel, 1959; Plesnik, 1971) и на Кавказе (Еленевский, 1940). Таким образом, высотная поясность растительности на северном макросклоне Крыма и западных отрогов Кавказских гор полностью укладывается в средиземноморский тип гумидного ряда поясности, а на южном макросклоне представляет собой переход от гумидного к ксерофитному ряду, в котором с высотой над уровнем моря происходит смена от аридного к континентальному типу. Такой характер поясности, названный Р. И. Гагнидзе северо-евксинским типом, мы предлагаем рассматривать как северо-евксинский подтип средиземноморского типа, так как в нем хотя и отсутствует маквис, но нижний пояс образуют леса из *Quercus pubescens* и *Pinus pityusa* с вечнозелеными элементами, можжевеловые, фисташковые редколесья и саванноиды, не встречающиеся в Средней Европе. Дополнительными признаками средиземноморского облика растительного покрова служат отсутствие здесь болотного типа растительности и появление лугов только в верхних поясах гор. Большую роль играют томилляры. Исходя из таких фитоценотических отличий и наличия целого ряда распространенных в Средиземноморье и Древнем Средиземье родов, отсутствующих в целом в области Европейских широколиственных лесов, например *Achnatherum*, *Adiantum*, *Andrachne*, *Arbutus*, *Arceuthobium*, *Asphodeline*, *Asterolinon*, *Capparis*, *Celsia*, *Celtis*, *Ceterach*, *Chrozophora*, *Cistus*, *Colutea*, *Crithmum*, *Crucianella*, *Comperia*, *Fibigia*, *Himantoglossum*, *Jasminum*,* *Centranthus*, *Legousia*, *Eremurus*,* *Limodorum*, *Paliurus*, *Picnomon*, *Pistacia*, *Ptilostemon*, *Pyracantha*, *Rhogodiolus*, *Rhus*, *Ruscus*, *Scleropoa*,* *Securigera*, *Velezia*, *Vitex*,[1] а также из того, что большинство

[1] Звездочкой отмечены роды, отдельные местонахождения которых известны в степной зоне.

(90 %) видов Горного Крыма и Западного Закавказья имеют ареал, тяготеющий к Древнему Средиземью (в понимании М. Г. Попова, 1927), а 60 % видов этих регионов встречаются по всему Средиземноморью, мы относим Крымско-Новороссийский регион к Средиземноморской области. Как показали наши исследования, развитие растительного покрова этого региона тесно связано с растительным покровом Древнего Средиземья и было обусловлено такими глобальными историческими процессами, как сокращение Тетиса и альпийский орогенез. В период плейстоцена здесь сохранилась реликтовая флора и происходили лишь трансформационные перестройки, в то время как Средняя Европа находилась в области миграционных и отчасти трансформационных флор (Лавренко, 1938; Зозулин, 1958; Шеляг-Сосонко и др., 1987).

В отношении ранга Крымско-Новороссийского региона у исследователей единого мнения нет. Так, Н. И. Кузнецов (1909), А. А. Гроссгейм и Д. И. Сосновский (1928) рассматривали его в ранге провинции, затем Гроссгейм (1948) — в ранге округа, В. П. Малеев (1947), Е. В. Шифферс (1953), Р. И. Гагнидзе (1974), Т. И. Исаченко и Е. М. Лавренко (1980) — подпровинции, Шеляг-Сосонко и др. (1977) — как отдельные Горнокрымская и Новороссийская подпровинции Евксинской провинции. Этот небольшой по размерам фитоценохорион отличается от соседних целым рядом существенных черт. В частности, в исследуемом регионе отсутствуют характерные для Колхиды, северной части Малой Азии и юго-восточной части Балкан виды, которые выступают там в ранге доминантов: *Fagus orientalis* Lipsky s. str., *Castanea sativa* Mill., *Buxus sempervirens* L., *Ilex aquifolium* L., *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach, *A. bornmuelleriana* Mattf., *Alnus barbata* C. A. Mey., *Corylus maxima* Mill., *Pterocarya pterocarpa* (Michx.) Kunth ex Iljinsk., *Vaccinium arctostaphylos* L., *Rhododendron ponticum* L., *Laurocerasus officinalis* M. Roem., *Daphne pontica* L., *Epimedium pubigerum* (DC.) Morr. et Decne., *Quercus hartwissiana* Stev., *Trachystemon orientalis* (L.) G. Don. fil. и др. Другими словами, по отношению к Крымско-Новороссийскому фитоценохориону эти виды, образующие очень мощный блок и обусловливающие фитоценотическую специфику Колхиды на уровне формаций и ассоциаций, выступают как негативно кодифференциальные (Юрцев и др., 1978).

Характерными средиземноморскими элементами для Крымско-Новороссийского региона из числа доминантов являются такие деревья и кустарники, как *Arbutus andrachne* L., *Pistacia mutica* C. A. Mey., *Juniperus excelsa* Bieb., *J. oxycedrus* L., *Pinus pityusa* Stev., *P. pallasiana* D. Don., *Cistus tauricus* C. Presl., *Ruscus ponticus* Woronow ex Grossh., *Jasminum fruticans* L., *Paliurus spina-christi* Mill., *Colutea cilicica* Boiss. et Bal., *Coronilla emeroides* Boiss. et Sprun, *Rhus coriaria* L., *Quercus pubescens*, из которых в Колхиде не встречаются: *Pinus pallasiana*, *Juniperus excelsa*, *Pistacia mutica*, *Paliurus spina-christi* (Малеев, 1931). Как писал еще Н. И. Кузнецов (1891), растительность Крымско-Новороссийского региона стоит ближе к Средиземноморью, чем сырые тенистые леса Колхиды, что обусловлено характерным для Средиземноморья летним недостатком влаги (Mitrakos, 1980). В отличие от мезофитной растительности Колхиды здесь фоном являются гемиксерофильные леса и редколесья сухих субтропиков из *Quercus pubescens* Willd., *Carpinus orientalis* Mill., *Pistacia mutica*, *Juniperus excelsa*, *Pinus pallasiana*, подлесок образуют *Paliurus spina-christi*, *Jasminum fruticans*, *Juniperus oxycedrus*, которые в Северной Анатолии формируют лишь зону, названную «предпонтийской» (Quezel et al., 1980). В средней части гор преобладают леса из *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl., сменяющиеся в Колхиде *Q. iberica* Stev. (Малеев, 1930, 1939; Колаковский, 1961). Большую роль играют томилляры, также отражающие ксеротические условия экотопов (Шифферс, 1953). Таким образом, исходя из отличий преобладающих по площади ценозов, иногда видового состава эдификаторов в большинстве поясов и значительных флористических особенностей Крымско-Ново-

российский регион мы рассматриваем в ранге провинции, являющейся частью Евксинской (в понимании В. П. Малеева, 1940) подобласти.

Дискуссионным является вопрос о пространственной выраженности данной провинции и ее границах. Согласно указанным выше особенностям, не вызывает сомнения, что сюда относятся собственно Горный Крым и Западное Закавказье до линии рек Агой—Псекупс. Многие исследователи северную границу Крымско-Новороссийской провинции предлагали проводить на Кавказе по Водораздельному хребту, а в Крыму — по главной гряде (яйлам). Нам кажется, такая точка зрения была высказана в связи с неполным изучением флоры и растительности региона, так как поясность северного и южного макросклонов этих регионов в большинстве случаев сходная и такое деление, когда леса северного макросклона будут отнесены к степной области с качественно иным набором сообществ, чем в степях, противоречит принципам геоботанического районирования. В связи с этим мы включаем северный макросклон и предгорья в состав исследуемой провинции, тем самым обеспечивая ее цельность.

Более сложный вопрос о Керченско-Таманском регионе, где господствующим типом растительных сообществ в настоящее время являются разнотравно-типчаковые степи, часто вторичные, местами возникшие на месте лесов. Кузнецов (1909) выделял здесь провинцию приазовских степей, Шифферс (1953) — разнотравно-злаковую степь, И. С. Косенко (1927) относил Таманский полуостров к зоне южнорусских степей, отмечая, однако, влияние кавказской лесной растительности.

Анализ распространения видов флоры Керченско-Таманского округа по степным и средиземноморским регионам (Новосад, 1987) показал более высокую ее общность с флорами Горного Крыма (85.5 %), Новороссийского округа (75.6 %), Балкан (74.4 %) и Малой Азии (67.1 %), чем со степным Крымом (50.3 %), Тарханкутом (39 %), Северным Приазовьем (64.3 %). Это обусловлено общими древнесредиземноморскими генетическими связями, разнообразием эколого-ценотических и орографических условий по сравнению с относительно однообразным набором экотопов смежных степных территорий (Литвинская, 1984). Учитывая, что, несмотря на преобладание степного типа сообществ, здесь встречаются фрагменты лесов из *Quercus pubescens*, ранее имевших более широкое распространение, гемиксерофитные кустарники, томилляры, саванноиды, образованные средиземноморскими видами, а также исходя из основного постулата районирования о неразрывности границ фитоценохорионов мы включаем Керченско-Таманский регион в состав Крымско-Новороссийской провинции, для которой выделяем три округа: Горнокрымский, Керченско-Таманский и Новороссийский, подразделяющиеся на районы (рис. 1). Вопрос о районировании горных территорий является дискуссионным. Мы придерживаемся секторального принципа выделения районов, разработанного для Кавказа И. И. Тумаджановым (1963). Обоснование этого подхода для горного Крыма дано в работе Я. П. Дидуха (1986). Вместе с тем анализ растительного покрова всей Крымско-Новороссийской провинции показал, что предгорья Крыма и Кавказа не сопоставимы с другими регионами и не могут быть выделены в качестве самостоятельного округа, как предлагалось нами ранее (Дидух, 1986). Они представляют собой лесостепной пояс и в целом укладываются в Горнокрымский и Новороссийский округа.

Горнокрымский округ включает Внешнюю, Внутреннюю и Главную гряды Крымских гор, а также Южный берег Крыма (ЮБК) от Севастополя на западе до Феодосии на востоке. Горный рельеф (максимальная высота 1545 м над ур. м. — гора Роман-Кош) обусловливает поясность растительности Горного Крыма, которая различна для северного и для южного макросклонов. Нами выделяются 7 поясов.

Северный макросклон: 1) нижний лесостепной пояс (до 300—400 м над ур. м.) лесов из *Quercus pubescens* и шибляков в сочетании с настоящими степями;

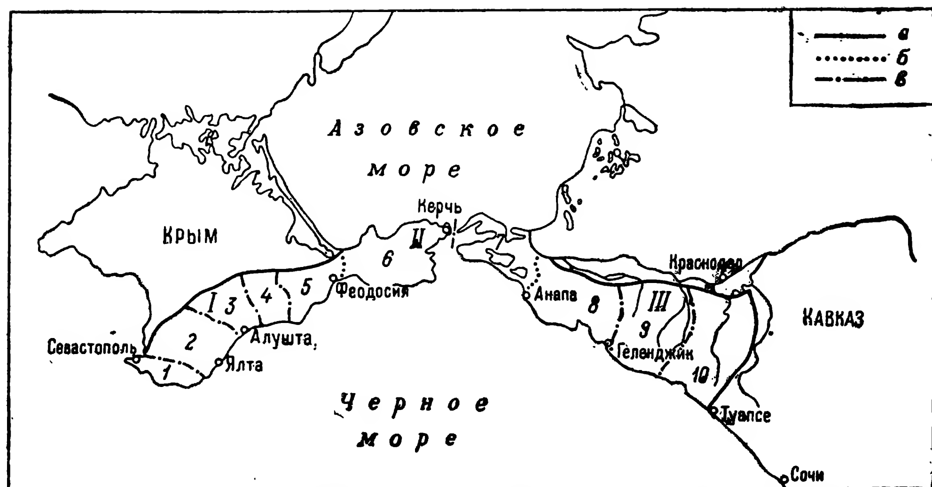


Рис. 1. Схема ботанико-географического районирования Крымско-Новороссийской провинции.

I — Горнокрымский округ. Районы: 1 — Севастопольский, 2 — Бахчисарайско-Ялтинский, 3 — Симферопольско-Алуштинский, 4 — Белогорско-Приветновский, 5 — Судакско-Феодосийский. II — Керченско-Таманский округ. Районы: 6 — Керченский, 7 — Таманский. III. Новороссийский округ. Районы: 8 — Анапско-Геленджикский, 9 — Архипо-Осиповский, 10 — Новомихайловский. а — границы провинции, б — границы округов, в — границы районов.

2) средний пояс (от 400—450 до 700—800 м над ур. м.) дубовых лесов из *Q. petraea* с участием лесов из *Carpinus orientalis*, *C. betulus* и *Fraxinus excelsior*; 3) верхний пояс (от 700—800 до 1200 м над ур. м.) леса из *Fagus sylvatica* subsp. *moesiaca* с участием *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior*, *Acer stevenii* и лугов.

Южный макросклон: 1) нижний пояс (до 400 м над ур. м.) гемиксерофильных лесов из *Quercus pubescens*, *Carpinus orientalis*, ксерофильных редколесий из *Juniperus excelsa* и *Pistacia mutica* и саванноидов; 2) средний пояс (от 400—450 до 800—900 м над ур. м.) мезоксерофильных лесов из *Pinus pallasiana* и ксеромезофильных из *Quercus petraea*; 3) верхний пояс (от 800—900 до 1200—1300 м над ур. м.) неморальных лесов из *Fagus sylvatica* subsp. *moesiaca* и бореальных из *Pinus kochiana*.

Вершина Главной гряды: 1) пояс горных луговых степей, лугов и томилляров.

Горный Крым характеризуется многими общими чертами с Западным Закавказьем, но имеет ряд отличий, заключающихся в наличии эндемичных формаций лесов (Acereta stevenii), степей (Stipeta lithophilae) и, особенно, томилляров (Helianthemeta stevenii, Thymeta taurici, Th. callierii, Th. hirsuti). В свою очередь для Западного Закавказья характерны эндемичные формации томилляров Thymeta helendzhicis, Th. markhotensis.

В зависимости от наличия или отсутствия определенных поясов в Горнокрымском округе выделяются 5 районов (рис. 2).

1. Севастопольский район, занимая западные отроги Крымских гор, характеризуется низкогорным (до 800 м над ур. м.) рельефом, мягким средиземноморским климатом (среднегодовая температура в нижнем поясе гор 10—12 °C, количество осадков 360—550 мм, максимум которых приходится на осенне-зимний период) (рис. 2, *а*). В нижнем поясе представлены коричневые, а в верхнем — бурые почвы. Растительность характеризуется лесами из *Quercus pubescens*, *Carpinus orientalis*, редколесьями *Juniperus excelsa*, фрагментарно отмечены леса из *Q. petraea*, *Fraxinus excelsior* и *Pinus pityusa*. Последние являются характерной особенностью района, так как в соседних районах

не встречаются. Можжевеловые редколесья хотя и занимают меньшую площадь, чем пушистодубовые леса, но представляют собой самые большие массивы в Крыму, что также является фитоценотической спецификой района. Флористические особенности заключаются в наличии дифференциальных видов: *Bupleurum marschallianum* C. A. Mey., *Carex nigra* (L.) Reichard, *Erysimum leucanthemum* (Steph.) B. Fedtsch., *Hippocrepis comosa* L., *Hyacinthella leucophaea* (C. Koch) Schur., *Iberis pinnata* L., *Leucojum aestivum* L., *Matthiola longipetala* (Vent.) DC., *Medicago marina* L., *M. scutellata* (L.) Mill., *Trigonella smyrnea* Boiss.

2. Бахчисарайско-Ялтинский район включает территорию, прилегающую с севера и с юга к Ай-Петринской и Бабуган яйлам, и ограничен с запада линией Оползневое—Ай-Петринская яйла—Терновка—Белокаменск, а с востока — р. Альмой. Характеризуется наибольшими высотами в Крыму (1545 м), среднегодовой температурой на ЮБК, яйле и в предгорьях соответственно 13—14, 5.7 и 11 °С, среднегодовым количеством осадков 530, 1050 и 550 мм, распределяющихся по средиземноморскому типу. Почвы от красно-коричневых и коричневых на ЮБК и в предгорьях до бурых на макросклонах, а на яйле — горно-степные и горно-луговые. Специфика растительного покрова заключается в представленности здесь всех поясов, свойственных Горному Крыму, причем поясность южного и северного макросклона отличается (рис. 2, *б*). Другой специфической чертой является наличие больших массивов сосновых лесов из *Pinus pallasiana* и *P. kochiana*, а также произрастание по долинам рек лесов из *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. Для района характерно большое число дифференциальных видов: *Adenophora taurica* (Sukacz.) Juz., *Adianthum capillus-veneris* L., *Argyrolobium biebersteinii* P. W. Ball, *Asplenium billotii* F. Schultz, *Asterolinon linum-stellatum* (L.) Dubu, *Bellis sylvestris* Cyr., *Betula pendula* Roth, *Brassica sylvestris* (L.) Mill., *Carex transsilvanica* Schur, *Centaurea alpestris* Hegetschw., *Cheilanthes persica* (Bory) Mett. ex Kuhn, *Dryopteris canthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs, *Epipogium aphyllum* (F. W. Schmidt) Sw., *Euphrasia taurica* Sanesch. ex Popl., *Gymnocarpium robertianum* (Hoffm.) Newm., *Heracleum pubescens* (Hoffm.) Bieb., *Lamium glaberrinum* (C. Koch) Taliev, *Lathyrus megalanthus* Stend., *L. undulatus* Boiss., *Pteridium tauricum* (C. Presl.) V. Krecz., *Elymus panormitanus* (Parl.) Tzvel., *Ruscus hypoglossum* L., *Seseli lehmannii* Degen, *Silene jailensis* N. Rubtz., *Thelypteris palustris* Schott, *Viola oreades* Bieb.; среди них многие виды родов *Alchemilla*, *Rubus*.

3. Симферопольско-Алуштинский район включает территорию, прилегающую к горным массивам Чатырдаг (наивысшая точка 1527 м над ур. м.) и Демерджи, ограниченную с запада р. Альмой, а с востока р. Беш-Терек. Среднегодовая температура для ЮБК, яйлы и предгорий равна соответственно 12.2, 5 и 10 °С, среднегодовое количество осадков 480, 800 и 400 мм; при этом предгорный лесостепной пояс характеризуется субаридным климатом, что проявляется в наличии отрицательных среднезимних температур и преобладании черноземных и серых лесных почв. В растительном покрове отсутствуют сосновые леса (имеются лишь фрагменты); поясность северного и южного макросклонов сходна, отличия имеются лишь в нижних поясах. Дифференциальными видами флоры района являются: *Actaea spicata* L., *Astragalus setosulus* Gontsch., *Epilobium lanceolatum* Seb. et Mauri, *Nectaroscordum meliophyllum* Juz., *Pyrola rotundifolia* L., *Sparganium microcarpum* (Neum.) Raunk., *Zizifora serpyllacea* Bieb., *Dianthus pallens* Sibth. et Smith, *Tulipa biebersteiniana* Schult. et Schult. f. l.

4. Белогорско-Приветновский район примыкает к массиву Караби-яйлы и ограничен с запада р. Беш-Терек и пгт. Малореченское, а с востока — р. Кучук-Карасу и пгт. Морское (рис. 2, г). Климат более холодный, сухой, субаридный. Среднегодовая температура сменяется от 12 (ЮБК) до 4.6 (яйла) и 9.7 °С (северные предгорья), а количество осадков соответственно

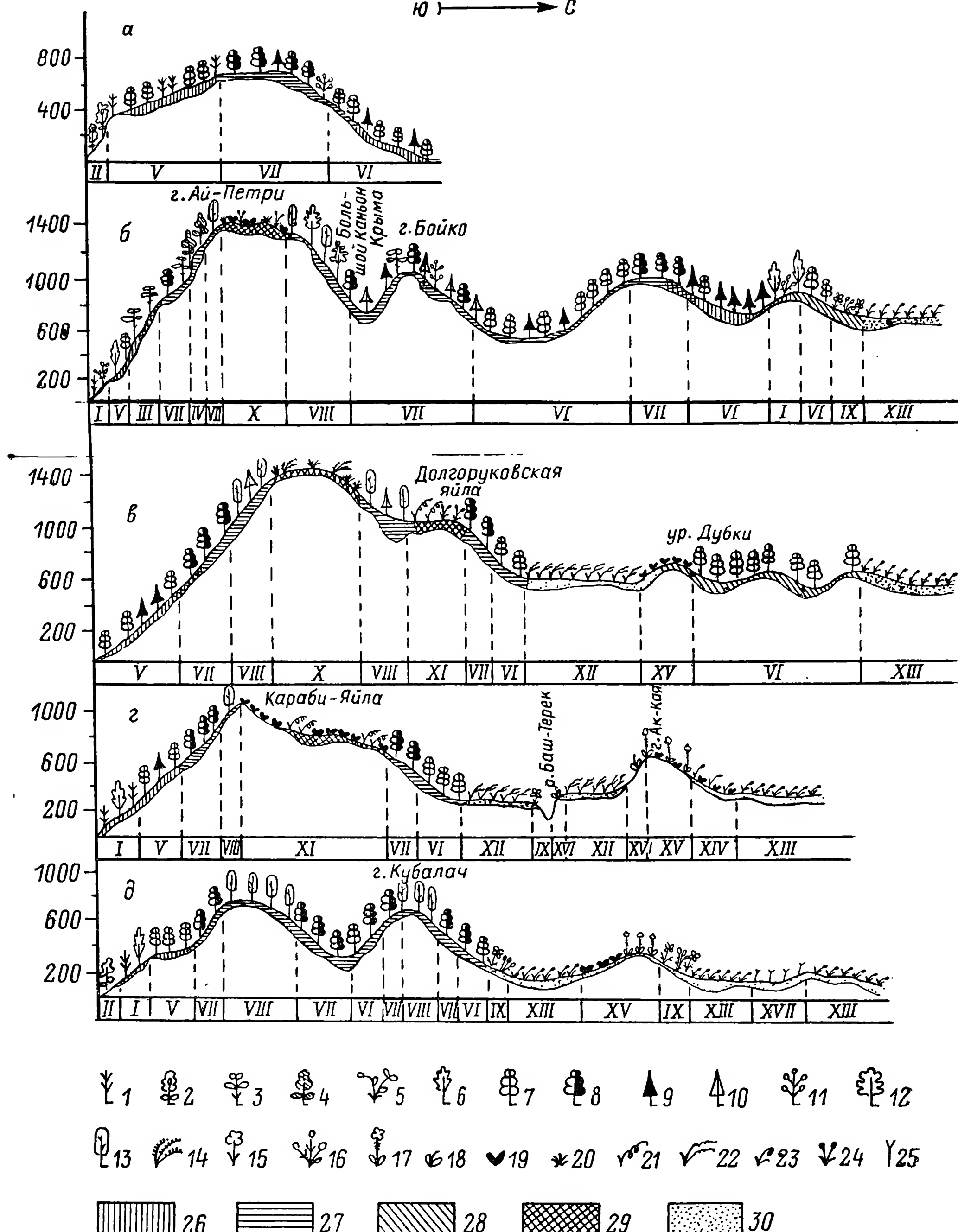


Рис. 2. Геоботанические профили районов Горного Крыма.

Районы: *а* — Севастопольский, *б* — Бахчисарайско-Ялтинский, *в* — Симферопольско-Алуштинский, *г* — Белогорско-Приветновский, *д* — Судакско-Феодосийский. Сообщества по профилю: *I* — редколесья из *Juniperus excelsa*, *Pistacia mutica* с участием *Arbutus andrachne* (в центральной части); *II* — леса из *Pinus pityusa* с участием *Juniperus excelsa*; *III* — леса из *Pinus pallasiana*; *IV* — леса из *Pinus kochiana*; *V* — леса из *Quercus pubescens* и *Carpinus orientalis* с участием *Juniperus excelsa*, *Pistacia mutica* и др.; *VI* — леса и редколесья из *Quercus pubescens*, чередующиеся со степными участками; *VII* — леса из *Q. petraea* (с участием *Pinus pallasiana* в центральной части), *Fraxinus excelsior*, *Carpinus betulus*; *VIII* — леса из *Fagus sylvatica* с участием *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior*, *Acer stevenii*; *IX* — кустарники *Paliurus spina-christi*, виды родов *Rosa* sp., *Crataegus sp.* и др.; *X* — горные луговые степи из *Carex humilis*, *Stipa lithophila*, *Festuca valesiaca* с чередованием лугов (*Briza elatior*, *Festuca pratensis*) и томилляров (*Juniperus hemisphae-*

350, 620 и 500 мм. Растительность характеризуется поясностью, близкой к предыдущему району. Отличия заключаются в специфике степной растительности: на яйле практически отсутствуют осочковые горно-луговые степи, а господствуют ковыльные сообщества формации Stipeta tirsae. Для предгорий характерно наличие специфических формаций томилляров Saturejeta tauricae и Medicageta rupestris. Флористические особенности заключаются в произрастании *Euonymus nana* Bieb., *Daphne taurica* Kotov, *Thalictrum lucidum* L., *Arabis gerardii* (Bess.) Koch, *Epilobium palustre* L., *Asperula cimmerica* V. Krecz. et Klok., *Medicago rupestris* Bieb., *Satureja taurica* Vellen.

5. Судакско-Феодосийский район на западе граничит с предыдущим, а на востоке в районе г. Феодосии смыкается с Керченско-Таманским округом. Климат наиболее сухой и жаркий из всех районов округа: среднегодовая температура 10—12 °С, количество осадков 320—450 мм. В этом районе горы наиболее снижены (до 800 м над ур. м.), а их вершины заняты буковыми лесами (рис. 2, *д*). Лесная растительность не отличается от предыдущего района, однако в составе нижнего пояса ЮБК имеются сообщества формации Pineta pityusae. В этом районе отсутствуют горные луговые степи и луга, характерные для яйл, а значительные площади в нижнем поясе занимают настоящие степи. Особенности флоры заключаются в наличии дифференциальных видов *Astragalus similis* Boriss., *A. striatellus* Pall. ex Bieb., *Centaurea sarandinakiae* Illar., *C. koktebelica* Klok., *Crataegus ceratocarpa* Kossych, *C. pojarkovae* Kossych, *Echinophora sibthorpianau* Guss., *Mentha micrantha* (Fisch. ex Benth.) Litv., *Moltkia coerulea* (Willd.) Lehm., *Ornithogalum arcuatum* Stev., *Scabiosa rotata* Bieb., *Stipa syreistschikowii* P. Smirn., *Trigonella fischerana* Ser., *Lepidium turczaninowii* Lipsky.

Керченско-Таманский округ включает территорию, лежащую между Горным Крымом и Западным Закавказьем. По характеру рельефа она холмистая, а в северо-восточной части Керченского полуострова характеризуется чередованием высоких гребней (Парпачского, Митридатского) с котловинообразными долинами. На пониженных участках рельефа преобладают черноземы, на возвышенностях — темно-каштановые почвы, значительные площади занимают известняковые обнажения. Несмотря на пестроту растительного покрова, его изменение не является проявлением высотной поясности, а зависит от смены эдафоорографических факторов. Преобладающим типом здесь выступают разнотравно-злаково-кустарниковые и петрофитные степи, которые на каменистых обнажениях сменяются томиллярами, а в котловинах — настоящими степями и саванноидами. Значительные площади занимают гемиксерофитные кустарники (*Crataegus* sp., *Rosa* sp., *Cornus mas*), являющиеся дериватами лесных сообществ, остатки которых в виде массива *Quercus pubescens* имеются на Таманском полуострове. Округ включает два района: Керченский и Таманский (рис. 3).

6. Керченский район с запада по узкому Ак-Монайскому перешейку граничит с Горным Крымом, на востоке границей является Керченский пролив. Среднегодовая температура 11.6 °С, среднеянварская —1 °С. Количество (300—450 мм) и характер распределения осадков, наличие продолжитель-

---

rica в центральной части); *XI* – горные луговые степи из *Stipa tirsa*, *Festuca valesiaca* с чередованием лугов из *Brachypodium pinnatum*, томилляров; *XII* — настоящие степи из *Stipa pontica*; *XIII* — настоящие степи из *Festuca valesiaca*; *XIV* — степи из *F. valesiaca* в комплексе с томиллярами; *XV* — томилляры видов рода *Thymus*, *Helianthemum stevenii*, *Asphodeline taurica* и др.; *XVI* — томилляры из эндемических видов *Medicago rupestris* и *Satureja taurica*; *XVII* — саванноиды из видов рода *Hordeum*, *Aegilops*. Условные знаки: *1 — Juniperus excelsa*; *2 — Pinus pityusa*; *3 — P. pallasiana*; *4 — P. kochiana*; *5 — Arbutus andrachne*; *6 — Pistacia mutica*; *7 — Quercus pubescens*; *8 — Q. petraea*; *9 — Carpinus orientalis*; *10 — C. betulus*; *11 — Fraxinus excelsior*; *12 — Acer stevenii*; *13 — Fagus sylvatica*; *14 — Juniperus hemisphaerica*; *15 — Rosa* sp., *Crataegus* sp.; *16 — Paliurus spina-christi*; *17 — Asphodeline taurica*; *18 — Medicago rupestris*, *Satureja taurica*; *19 — Helianthemum stevenii*, *Thymus callieri*; *20 — Carex humilis*; *21 — Stipa tirsa*; *22 — S. pontica*; *23 — Festuca valesiaca*; *24 — Briza elatior*, *Festuca pratensis*; *25 — Aegilops*, *Hordeum*. Почвы: *26* — коричневые, *27* — бурые, *28* — серые, *29* — горно-степные и горно-луговые дерново-карбонатные, *30* — черноземы. По оси ординат здесь и на рис. 3, 4 — высота над ур. м.

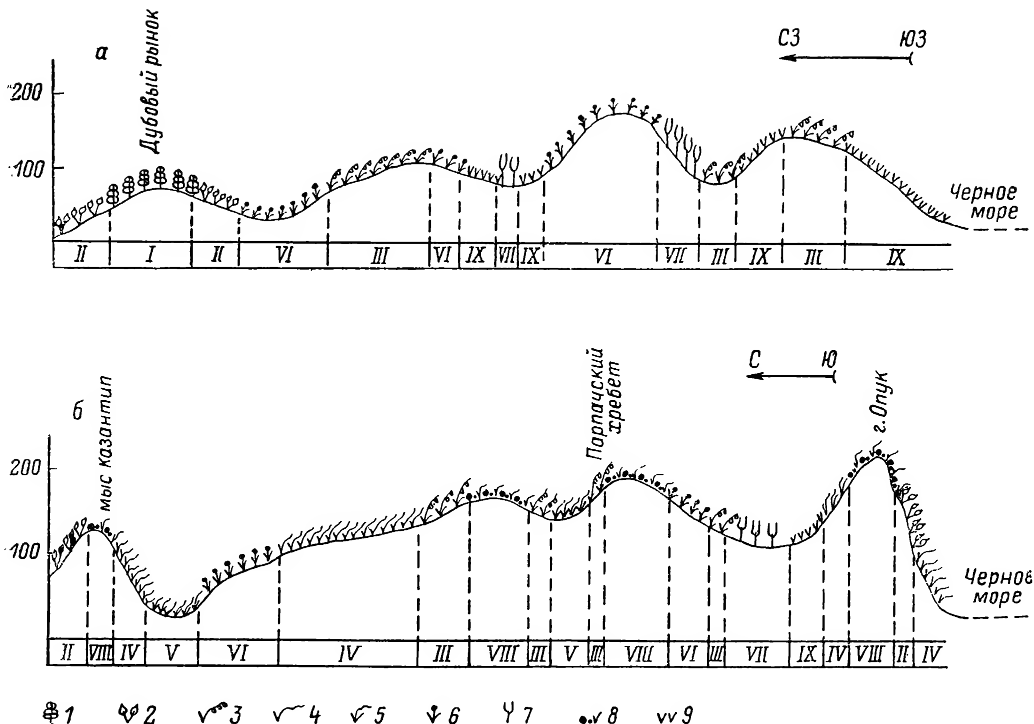


Рис. 3. Геоботанические профили районов Керченско-Таманского округа.

Районы: *а* — Таманский, *б* — Керченский. Сообщества: *I* — сообщества *Quercus pubescens*; *II* — заросли кустарников *Rosa* sp., *Crataegus* sp.; *III* — степи из *Stipa capillata*; *IV* — степи из *S. brauneri*; *V* — степи из *S. borysthenica*; *VI* — степи из *Festuca valesiaca*; *VII* — сообщества из *Artemisia taurica*; *VIII* — томилляры из *Thymus hirsutus*, *Th. callieri*, *Asphodeline taurica*, *Asperula praepilosa*; *IX* — саванноиды из *Dasypyrum villosa*, *Aegilops triuncialis*, *Ventenata dubia*. Условные знаки: *1* — *Quercus pubescens*; *2* — *Rosa* sp., *Crataegus* sp.; *3* — *Stipa capillata*; *4* — *S. brauneri*; *5* — *S. borysthenica*; *6* — *Festuca valesiaca*; *7* — *Artemisia taurica*; *8* — *Thymus callieri*, *Th. hirsutus*; *9* — *Aegilops triuncialis*, *Ventenata dubia*.

ной летней засухи сближает его климат со средиземноморским, хотя в целом он относится к субконтинентальному типу. В орографическом отношении территория неоднородна; юго-западная часть равнинная, а северо-восточная расчленена. Основу растительности составляют петрофитные степи, имеются участки настоящих степей, томилляр, саванноидов и гемиксерофитных листопадных кустарников (рис. 3, *б*). Флора района характеризуется следующими дифференциальными видами, среди которых много узколокальных эндемиков, отмеченных двумя звездочками: *Crambe mitridatis* Juz.**, *Asperula cimmerica* V. Krecz.**, *A. praepilosa* V. Krecz.**, *Thymus littoralis* Klok. et Schost.**, *Thymus platyphullus* Klok.**, *Agropyron cimmericum* Nevski**, *Agrostis maeotica* Klok.**, *Festuca beckeri* (Hack.) Trautv., *Jurinea brachycephala* Klok., *J. laxa* Fisch. ex Iljin.

7. Таманский район ограничивается с востока Керченским проливом, а с запада проходит от г. Анапа до дельты р. Кубань. Климат здесь сходный с Керченским полуостровом, но более влажный. Рельеф представляет собой всхолмленную равнину с грядами куполовидных возвышенностей грязевулканического происхождения. Господствуют черноземные почвы, сменяющиеся на возвышенностях каштановыми (Путилин, 1955). В растительном покрове преобладают разнотравно-злаково-кустарниковые степи, имеются томилляры, саванноиды и небольшие рощи пушистодубовых лесов и кустарников (рис. 3, *а*). Дифференциальными видами выступают *Podospermum lachnostegium*

Woronow, *Elytrigia tesquicola* (Prokud.) Klol., *Gagea chanae* Grossh., *Convolvulus tauricus* (Bornm.) Juz., *Minuartia birjuczensis* Klok., *Crambe steveniana* Rupr., *Trapa maeotica* Woronow, *Marsilea quadrifolia* L.

Новороссийский округ включает побережье Черного моря от линии Анапа — Варениковская до рек Агой—Псекупс на востоке, несколько горных хребтов (Семисам, Навагирский, Маркотх, Нексис, Главный водораздельный). Максимальная высота 994 м над ур. м. — гора Агой. Северная граница проходит от ст. Варениковская до линии Северской—Бакинской.

На южном макросклоне нами выделены 4 пояса: 1) приморский пояс (до 200—300 м над ур. м.) гемиксерофильных лесов из *Pinus pityusa*, редколесий из *Juniperus excelsa* и *Pistacia mutica*, шибляковых зарослей и томилляров; 2) нижнегорный пояс (300—500 м над ур. м.) низкопродуктивных гемиксерофильных лесов из *Quercus pubescens*, реже ксеромезофильных из *Q. petraea* с примесью *Carpinus orientalis*; 3) среднегорный пояс (500—700 м над ур. м.) дубово-грабовых, дубово-сосновых (*Pinus kochiana*) лесов в сочетании с горными степями по водораздельным элементам; 4) верхнегорный пояс (700—1000 м над ур. м.) дубово-грабово-буковых лесов. Вершины водораздельного хребта заняты послелесными остепненными лугами и фрагментами горных степей.

В Новороссийском округе выделяется три района (рис. 4).

8. Анапско-Геленджикский район (рис. 4, *а*). Восточная граница проходит по рекам Мезыбь—Абин—Адагум. Району присущи все особенности средиземноморского климата: среднегодовая температура 12—13 °С, годовое количество осадков 460—700 мм. Почвы горные коричневые. Около 50 % территории характеризуется отметками высот до 200 м над ур. м. Высоты более 500 м имеются в южной части. Это хребты Маркотх, Навагирский, Семисам. В районе сосредоточено основное ядро средиземноморской растительности: леса из *Quercus pubescens*, занимающие наибольшие площади, и из *Pinus pityusa*, редколесья из *Pistacia mutica*, *Juniperus excelsa*. На водораздельных частях произрастают дубовые и дубово-грабовые леса (*Quercus petraea*, *Carpinus caucasica*). Водоразделы хр. Маркотх покрыты горными степями. Для приморского пояса характерны томилляры, трагакантники, псаммофильная растительность. Для района известны следующие дифференциальные виды: *Genista glaberrima* Novopokr., *Thymus helendzhicus* Klok. et Shost., *Hedysarum tauricum* Pall. et Willd., *Clematis pseudoflammula* Schmalh. et Lipsky, *Hypericum hyssopifolium* Chaix, *H. lucidum* Boiss., *H. strictum* Maleev, *Cleome circassica* Tzvel., *Erysimum callicarpum* Lipsky, *Potentilla sphenophylla* Th. Wolf, *Heracleum stevenii* Manden., *Lonicera etrusca* Sauti, *Eremurus spectabilis* Bieb., *Genista lipskyi* Novopokr., *Beta corolliflora* Zosimovič ex Buttler, *Astragalus arnacanthoides* Boriss., *Euphorbia glareosa* L.

9. Архипо-Осиповский район включает территорию междуречья Мезыбь-Абин и Шапсухо-Шебш (рис. 4, *б*). Климат характеризуется большим увлажнением (800—900 мм в приморской части и 1000 мм в среднегорье). Почвы перегнойно-карбонатные и светло-бурые горно-лесные. Высоты с отметками до 200 м на южном макросклоне занимают 40 %, свыше 500 м — 5 % территории. Доминирует лесной тип растительности. Основными лесообразующими породами являются *Quercus pubescens*, *Q. petraea*, в верховьях рек начинает встречаться *Fagus orientalis* s. l. В приморском поясе имеются значительные массивы лесов из *Pinus pityusa*. Нередок шибляк из *Paliurus spina-christi* и *Carpinus orientalis*. На водоразделах — горностепные сообщества, остепненные послелесные луга, на отдельных известняковых останцах северного макросклона нередки средиземноморские гемиксерофилы. Основной фон в среднегорьях составляют дубняки из *Quercus petraea*, в предгорьях — из *Q. petraea* и *Q. robur*. Из дифференциальных видов следует отметить *Genista humifusa* L., *Delphinium fissum* Waldst. et Kit., *Cymbalaria muralis* G. M. S., *Abies nordmanniana* (Stev.) Spach, *Vaccinium arctostaphylos* L.

а

600
400
200

г. Дооб
хр. Маркотх
р. Адегой
г. Свинцовая
Ю — С

II IV I XIV XV VII VIII XIII XVI IV XIV XV XII VII VIII V VII XI V VIII VII V

б

800
600
400
200

Ю — С
р. Текос
хр. Облего
р. Пшада
хр. Церковный
г. Папай
г. Убин-Су
г. Медвежья

II XIII IV VII XV VII III XIII V XIV XV XII VII VIII V VII VIII VII VI VII VIII V I XIV VII VIII V VI VII V

в

800
600
400
200

ЮЗ — СВ
г. Пляхо
г. Горячая
г. Соломонова
г. Крутая
р. Шапсухо
г. Чубатая
г. Щётка
г. Хребтовая
р. Псекупс
хр. Котх

XIII XVI IV VII I V XI VII VIII V VIII VII XI VIII X VI VIII V XI IX X V VII VIII VII V VIII VII V

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21

10. Новомихайловский район включает территорию от рек Шапсухо-Шебш до р. Агой (рис. 4, *в*). Водораздельный хребет повышается до 1000 м над ур. м. Высоты местности с отметками до 200 м на южном макросклоне занимают меньшую площадь, чем в предыдущем районе (30 %), а свыше 500 м — около 20 %. В связи с повышением рельефа климат изменяется в сторону большей влажности (1200 мм), а на северном макросклоне — 1400 мм. Почвы перегнойно-карбонатные, бурые лесные. В узкой приморской полосе доминируют дубовые леса (*Quercus petraea*, *Q. pubescens*), в среднегорье по северным экспозициям — буковые, редко — буково-каштановые. В лесах на северном макросклоне большую роль играет *Fagus orientalis* s. l., *Carpinus caucasica*, хотя основной фон создает *Quercus petraea.* Весьма характерно присутствие в лесах *Taxus baccata* L., *Castanea sativa*, *Abies nordmanniana*, *Ilex quinquefolia*, нередки дубово-грабовые, а на тенистых северных экспозициях буково-грабовые насаждения. В верховьях Псекупса доминирует *Fagus orientalis*, а в подлеске произрастает *Laurocerasus officinalis.* В верховьях Чепси на водоразделе по северным склонам нередка *Abies nordmanniana.* По долинам рек на аллювиальных почвах произрастают смешанные леса из *Carpinus caucasica*, *Q. robur* с примесью *Fraxinus excelsior*, *Acer tataricum.* Предгорья покрыты насаждениями из *Quercus robur*, *Q. petraea.*

Дифференциальными видами флоры района являются: *Campanula schischkinii* Kolak. et Sachok., *Matricaria caucasicum* (Willd.) Poir., *Castanea sativa* Mill., *Psephellus barbeyi* (Albov) Sosn., *Adianthum capillus-veneris* L., *Quercus hartvissiana* Stev.

Флористические особенности заключаются в появлении колхидских вечнозеленых элементов: *Ilex quinquefolium*, *Laurocerasus officinalis* M. Roem., *Phyllitis scolopendrium* Nevm., — которые, однако, не являются доминантами.

На основе вышеуказанного видно, что весьма существенные эколого-фитоценотические и флористические особенности позволяют рассматривать Крымско-Новороссийский регион в качестве самостоятельной провинции Средиземноморья, включающей три округа, с вертикальной поясностью, укладывающейся в северо-евксинский подтип. Каждый из 10 районов характеризуется наличием или выпадением отдельных поясов, а также дифференциальными видами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аггеенко В. Н. Флора Крыма. Пб., 1890. Т. 1. 129 с.; 1893. Т. 2. 87 с. — *Аггеенко В. Н.* Обзор растительности Крыма с топографической и флористической точки зрения с приложением перечисленных ложецветных (*Thalaniflorae*) от *Ranunculaceae* до *Capparidaceae*, дикорастущих на Таврическом полуострове. Пб., 1897. 94 с. — *Алехин В. В.* География растений. М.: Гос. учеб.-пед. изд-во, 1938. 328 с. — *Бекетов А.* География растений. Очерк учения о распространении и распределении растительности на земной поверхности. СПб., 1896. 358 с. — *Буш Н. А.* Ботанико-географический очерк Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. 108 с. — *Вальтер Г.* Растительность земного шара. М.: Прогресс, 1974. Т. 2. 423 с. — *Вульф Е. В.* Историческая география растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 546 с. — *Гагнидзе Р. И.* Ботанико-географический анализ флороценотического комплекса субальпийского высокотравья Кавказа. Тбилиси: Мецниереба, 1974. 226 с. — *Гейдеман Т. С.* Нагор-

Рис. 4. Геоботанические профили районов Новороссийского округа.

Районы: *а* — Анапско-Геленджикский, *б* — Архипо-Осиповский, *в* — Новомихайловский. Сообщества: *I* — Редколесья из *Juniperus excelsa*; *II* — леса из *Pinus pityusa*; *III* — леса из *P. pallasiana*; *IV* — леса из *Quercus pubescens*; *V* — леса из *Quercus petraea* и *Q. robur*; *VI* — леса из *Q. petraea* с участием *Pinus kochiana* и *Carpinus caucasica*; *VII* — смешанные леса из *Quercus petraea*, *Q. robur*, *Carpinus caucasica*, *Fraxinus exelsior*, *Acer laetum* и др.; *VIII* — смешанные леса из *Quercus petraea*, *Q. robur*, *Carpinus betulus*, *Fagus orientalis*; *IX* — леса из *Fagus orientalis*, *Carpinus betulus*, *Abies nordmanniana*; *X* — пойменные леса из *Quercus hartwissiana*, *Populus alba*, *Alnus glutinosa*; *XI* — послелесные луга; *XII* — луга из *Brachypodium pinnatum*; *XIII* — шибляк из *Paliurus spina-christi*, видов рода *Crataegus* sp., *Rosa* sp.; *XIV* — степи из *Stipa pulcherrima*; *XV* — степи из *Festuca valesiaca*; *XVI* — томилляры (*Thymus helenzhicus* и др.). Условные знаки: *1* — *Juniperus excelsa*, *2* — *Pinus pityusa*, *3* — *P. pallasiana*, *4* — *P. kochiana*, *5* — *Quercus pubescens*, *6* — *Q. petraea*, *7* — *Q. robur*, *8* — *Q. hartvissiana*, *9* — *Carpinus orientalis*, *10* — *C. caucasica*, *11* — *Fagus orientalis*, *12* — *Acer laetum*, *13* — *Fraxinus excelsior*, *14* — *Alnus glutinosa*, *15* — *Populus alba*, *16* — *Abies nordmanniana*, *17* — *Paliurus spina-christi*, *18* — *Stipa pulcherrima*, *19* — *Festuca valesiaca*, *20* — *Bromopsis riparia*, *21* — *Brachypodium pinnatum*.

ные ксерофиты южной части Малого Кавказа // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Азерб. фил. Баку, 1940. Вып. 9. С. 197—226. — *Гребенщиков О. С.* О поясности растительного покрова в горах Средиземноморья в широтной полосе 35—40° с. ш. // Пробл. ботан. 1974. Вып. 1. С. 128—134. — *Гризебах А.* Растительность земного шара согласно климатическому ее распределению. СПб.: Изд-во товарищества «Общественная польза», 1874. 575 с. — *Гроссгейм А. А.* Растительный покров Кавказа. М.: Изд-во МОИП, 1948. 267 с. — *Гроссгейм А. А., Сосновский Д. И.* Опыт ботанико-географического районирования Кавказского края // Изв. Тифлис. политехн. ин-та. 1928. Вып. 3. С. 40—58. — *Дидух Я. П.* Геоботаническое районирование Горного Крыма (на основе карты растительности) // Геоботаническое картографирование, 1986. Л.: Наука, 1986. С. 22—33. — *Еленевский Р. А.* Высокогорный ландшафтный продольный профиль северного склона Западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1940. Т. 49 (1). С. 79—86. — *Зозулин Г. М.* О некоторых вопросах фитоценологии в связи с проблемой происхождения растительности северных степей // Бот. журн. 1958. Т. 43, № 6. С. 814—827. — *Исаченко Т. И., Лавренко Е. М.* Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. С. 10—20. — *Кеппен Ф.* Географическое распространение хвойных деревьев в Европейской России и на Кавказе. СПб., 1885. 634 с. — *Колаковский А. А.* Растительный мир Колхиды. М.: Изд-во МГУ, 1961. 460 с. — *Косенко И. С.* К познанию растительности Таманского полуострова // Тр. Кубан. с.-х. ин-та. Краснодар, 1927. Т. 5. С. 121—147. — *Кузнецов Н. И.* Элементы Средиземноморской области в Западном Закавказье // Зап. Рус. геогр. о-ва. 1891. Т. 23, вып. 3. С. 1—190. — *Кузнецов Н. И.* Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции // Зап. АН по физ.-мат. отдел. 1909. Т. 24. Сер. 8. № 1. С. 1—174. — *Лавренко Е. М.* История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений // Растительность СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. Т. 1. С. 265—296. — *Лавренко Е. М., Исаченко Т. И.* Зональное и провинциальное ботанико-географическое разделение европейской части СССР // Изв. ВГО. 1976. Т. 108, № 6. С. 469—483. — *Литвинская С. А.* Степи Западного Предкавказья // Растительные ресурсы. Ростов: Изд-во Ростов. ун-та, 1984. Ч. 2. С. 37—47. — *Малеев В. П.* Растительность района Новороссийск—Михайловский перевал и ее отношение к Крыму // Зап. Гос. Никит. ботан. сада. 1931. Т. 8, вып. 2. С. 71—174. — *Малеев В. П.* О распространении колхидских элементов на северном склоне Западного Кавказа // Изв. ВГО. 1939. № 6. С. 844—855. — *Малеев В. П.* Растительность Причерноморских стран Эвксинской провинции Средиземноморья, ее происхождение, связи // Геоботаника. Сер. 3. 1940. Вып. 4. С. 135—251. — *Малеев В. П.* Средиземноморская лесная область // Геоботаническое районирование СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1947. С. 72—86. — *Малеев В. П.* Растительность Южного Крыма // Тр. Гос. Никит. ботан. сада. 1948. Вып. 1. С. 29—48. — *Новосад В. В.* Флора Керченско-Таманского региона, ее экологофлорокомплексная дифференциация, генезис, перспективы рационального использования и охраны: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Киев, 1987. 26 с. — *Попов М. Г.* Основные черты истории развития флоры Средней Азии // Бюл. Среднеазиат. гос. ун-та, 1927. № 15. С. 239—292. — *Попов М. Г.* Основы флорогенетики. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 135 с. — *Путилин А. П.* К ботанико-географической характеристике Таманского полуострова // Тр. Кубан. с.-х. ин-та. Краснодар, 1955. Вып. 2. С. 99—105. — *Рубцов Н. И.* Зонально-поясний поділ і районування Криму // Матеріали III з''їзду УБТ (Київ, 11—14 травня). Київ, 1965. С. 121—128. — *Станков С. С.* Есть ли на Южном берегу средиземноморская формация маквис? // Изв. Нижненовгород. гос. ун-та. 1926. Вып. 1. С. 277—309. — *Станюкович К. В.* Растительность гор СССР. Душанбе: Дониш, 1973. 416 с. — *Тахтаджян А. Л.* Ксерофитная растительность скелетных гор Армении // Тр. Арм. фил. АН СССР. Сер. биол. 1937. Вып. 2. С. 24—38. — *Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 247 с. — *Тумаджанов И. И.* Опыт дробного геоботанического районирования северного склона Большого Кавказа. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1963. 240 с. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р., Дидух Я. П.* Ялтинский горно-лесной государственный заповедник. Киев: Наук. думка, 1980. 183 с. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р., Дидух Я. П., Безусько Л. Г.* История развития фитоценофонда Украины // Зеленая книга Украинской ССР. Киев: Наук. думка, 1987. С. 28—34. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р., Рубцов М. І., Махаева Л. В.* Середземноморська лісова область // Геобот. районування Української РСР: Київ: Наук. думка, 1977. С. 268—281. — *Шифферс Е. В.* Растительность Северного Кавказа и его кормовые угодья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 399 с. — *Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В.* Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л.: Наука, 1978. С. 9—104. — *Adamovič L.* Die pflanzengeographische Stellung und Gliederung der Balkanhalbinsel. Wien, 1907. 91 S. — *Boissier F.* Flora orientalis sive enumeratio plantarum in orintale a graecia et aegypto ad indiae Fines. Hugusque observatarum. Geneve, 1867. Vol. 1. 1017 p.; 1872. Vol. 2. 1159 p.; 1875. Vol. 3. 1033 p.; 1879. Vol. 4. 1276 p.; 1888. Vol. 5. 868 p. — *Bono G.* La vegetazione delta Valle Pesio (Alpi marittime) // Webbia. 1961/1962. N 1—2. P. 323—431. — *Domac R.* Zuleitung der Arten zu den Vegetationsgürteln innerhalb der Flora Jugoslaviens // Vierteljahrschr. Naturfarsch. Gesell. Zürich. 1968. Bd 113, N 2. S. 119—155. — *Graebner P.* Lehrbuch der allgemeinen Pflanzengeographie. Leipzig: Verlag von Quell et Meuer, 1929. 320 s. — *Horvat I.* Die Grenze der mediterranen und mitteleuropäischen Vegetation in Südosteuropas im Lichte neuer pflanzensoziologischer Forschungen // Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft. 1962. Bd 75, Hf 3. S. 91—104. — *Margraf F.* Die Südgrenze mitteleuropäischer Vegetation auf der Balkan-

halbinsel // Berichte der deutschen Botanischen Gesellschaft. 1942. Bd 60. S. 118—127. — *Margraf F.* Zur Abgrenzung der Mittelmeervegetation // Vegetatio. Acta geobotanica. 1952. Vol. 3, fasc. 4—5. S. 324—325. — *Margraf F.* Hohenstufen der Waldvegetation im ostmediterranen Raum // Bericht über das geobotanische Forschungsinstitut Rübel in Zürich. 1959. S. 75—90. — *Meusel H.* Die Gliederung Europas in Florenregionen und Florenprovinzen auf floristischer und pflanzengeographischer Grundlage (Zusammenfassung) // Reme Roumaine de Biologie. Ser. Botan. 1965. Vol. 10, N 1—2. P. 99—107. — *Mitrakos K.* A theory for Mediterraneen plant life // Acta oecologica. Oecologia plantarum. 1980. Vol. 1, N 3. P. 245—252. — *Pelt J. M.* Aperçus sur la végétation et la flore de l'Afganistan // Bulletin Assos. philomat. Alsace et Lorraine. 1967. T. 12, N 2. P. 227—231. — *Plesnik P.* O vprasanju zgarnje gozdne meje in vegetacijskih pasov v gorovjih jugozahodne in severozahodne Slovenije // Geogr. vestn. 1971. T. 43, S. 3—25. — *Quezel P.*, *Barbero M.*, *Akman V.* Contribution à l'étude de la végétation forestière d'Anatolie septentrionale // Phytocoenologia. 1980. T. 8, N 3—4. P. 365—519. — *Rechinger K. H.* Grundzuge der Pflanzenferbreitung im Iran // Verhandlungen der zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien. 1951. Bd 92. S. 34—42. — *Regel C.* Vegetationzone und Vegetationstufen in der Türkei // Fed. repert. spec. nov. reg. veget. 1959. Bl 138, Bd 3. S. 230—282. — *Rehmann A.* Ueber die Vegetations — Formationen der taurischen Halbinsel und ihre klimatischen Bedingungen // Verhandlungen der zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien. 1875. Bd 25. S. 373—410. — *Rikli M.* Das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer. Bern: Verlag Huber, 1943—1948. Bd 1—3. 1418 s. — *Scharfetter R.* Gliederung der Vegetation in den Ostalpen // Berichte der Schweizarischen botanische Gesellschaft. 1936. Bd 46. S. 52—70. — *Schmid E.* Prinzipen der naturlichen Gliederung der Vegetation des Mediterrangebietes // Berichte der Schweizarischen botanische Gesellschaft. 1949. Bd 59. S. 169—200. — *Schmid E.* Die Abgrenzung der Vegetationsgürtel im Mittelmeergebiet // Feddes repert. spec. nov. regni vegetab. 1970. Bd 81, N 1—5. S. 203—213. — *Wagenitz G.* Zur Kenntnis der Flora und Vegetation Anatoliens (Ergebnisse einer Reise im Herbst 1957) // Willdenowia. Mitteilungen aus dem botanischen Garten und Museum Berlin—Dahlem früher Natizblatt. 1962. Bd 3, Hf 2. S. 221—288. — *Walter H.* Vegetationsgliederung Anatoliens // Flora oder allgemeine botanische Zeitung. 1956. Bd 143, Hf 2. S. 295—326. — *Zohary M.* Geobotanical foundations of the Middle East. Stuttgart: Fischer-Verlag, 1973. Vol. 1. 340 p.; Vol. 2. P. 341—738.

Институт ботаники АН УССР,
Киев,
Кубанский государственный университет,
Краснодар.

Получено 6 III 1989.

SUMMARY

The position and rank of the Crimea-Novorossiisk region are discussed. According to the zonality type and formations composition, the presence of the great number of mediterranean species and genera, the vegetation of the region is much more close to the Mediterranean area vegetation than to that of the Nemoral region. This region is distinguished in the rank of the botanical-geographical province, reffered to the Evksinsk subregion of the Mediterranean region. Three districts compose this province: these are the Mountain-Crimea, the Kerch-Taman and the Novorossiisk districts including 10 regions. The latter are distinguished according to the sectoral principle. All the belts of vegetation of the northern and southern mountain macroslopes are included in the regions composition. The regions differ from each other in specific features of communities formation composition in separate belts and in the presence of differential species.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26 (261.76)

Л. В. Кузьменко, И. В. Макарова

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ ВОД ШЕЛЬФА ГВИНЕЙСКОЙ РЕСПУБЛИКИ

L. V. KUZMENKO, I. V. MAKAROVA. DIATOM ALGAE IN SHALLOW WATERS OF THE GUINEA REPUBLIC

Представлены результаты изучения видового состава, количественного развития и распределения диатомовых водорослей в водах шельфа Гвинеи. Выявлены комплексы видов, характерные для различных районов и водных масс. С помощью электронного микроскопа исследована морфология наиболее массовых для вод гвинейского шельфа диатомовых водорослей. Численность клеток и их биомасса резко возрастают в период сухого сезона, особенно в водах Канарского течения. В переходный период от влажного сезона к сухому (ноябрь) численность диатомей в океанической части шельфа была в 2—3 раза, а биомасса в 10—15 раз ниже, чем в январе—марте. В прибрежной мелководной зоне отмечено интенсивное развитие диатомей в течение всего года с численностью до 85 % и биомассой 61—98 % от общего количества фитопланктона.

В литературе имеется мало сведений о видовом составе, количественном развитии и распределении фитопланктона в Гвинейском секторе Атлантики. Данные о количестве суммарного фитопланктона, доминировании отдельных видов и групп имеются в работах И. А. Авериной (1962, 1968). Единичные наблюдения над фитопланктоном были выполнены в период международной программы МСИТА (Пицык, Георгиева, 1971). Более детальные исследования фитопланктона проводились на шельфе Гвинеи и в прилежащих водах океана в основном в осенне-зимний сезон (Сеничева, 1982; Лопухин, Георгиева, 1983; Георгиева и др., 1987). При этом диатомовые водоросли, которые имеют большое значение в суммарном фитопланктоне, особенно в прибрежной зоне, как отдельная гру́ппа, ранее не рассматривались.

В задачу нашего исследования входило изучение видового состава, пространственного распределения диатомовых водорослей и оценка их роли в суммарном фитопланктоне в водах шельфа Гвинеи и прилежащих районах открытого океана.

Материал и методика

Обработано 700 проб фитопланктона, собранных на 198 станциях в период 28-го и 29-го рейсов научно-исследовательского судна (НИС) «Академик Вернадский» (январь, ноябрь 1984 г.), 8-го рейса НИС «Профессор Колесников» (март 1984 г.) и 18-го рейса НИС «Профессор Водяницкий» (март 1985 г.). В прибрежной мелководной зоне пробы отобраны с бота «Океанограф» (январь 1984 г.) и обработаны в лаборатории гидробиологии Научно-исследовательского центра Рогбане (г. Конакри, Гвинейская Республика).[1]

[1] В сборе материала принимал участие гвинейский сотрудник Ш. Р. Аба.

Пробы воды объемом 1—5 л отбирали пластиковыми батометрами с 3-го по 10-й горизонты (в зависимости от глубины) в слое 0—150 м, а на мелководье — от дна до поверхности и фильтровали методом обратной фильтрации (Сорокин, 1979) с использованием нуклеопоровой пленки с диаметром пор 0.85—1.0 мкм. Сгущенные до 80—100 мл пробы фиксировали раствором Люголя и через несколько дней закрепляли формалином. Клетки фитопланктона подсчитывали дважды в световом микроскопе в капле (0.05—0.1 мл) из пробы, вторично сгущенной осадочным методом до 10—25 мл. Объем клеток вычисляли по индивидуальным размерам путем приравнивания каждой к соответствующей геометрической фигуре (Киселев, 1956) или использовали размерно-весовые характеристики фитопланктона, приведенные в работе Л. В. Кузьменко (1975). Для выявления редких и особенно крупных видов на половине всех обследованных станций фитопланктон дополнительно собирали малой планктонной сетью, оснащенной мельничным ситом № 76. В мелководной зоне облавливался слой дно—0 м, а в глубоководной — 25—0 м.

Наиболее массовые виды диатомовых детально исследовались с применением сканирующего электронного микроскопа в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР по методике, описанной ранее (Макарова, 1988).

Результаты и обсуждение

Воды шельфа Гвинеи относятся к динамически активным в общей системе циркуляции водных масс вдоль побережья северо-западной Африки. Динамика вод и схема течений в этом секторе Атлантики зависит от сезонных изменений северо-восточного пассата, перемещение границ которого приводит к тому, что в январе—апреле (сухой сезон) происходит ослабление Межпассатного противотечения и усиление Канарского течения. В этот период наблюдается также отток поверхностных вод от берега и выход на шельф глубинных вод, богатых биогенными элементами. С июня по сентябрь—октябрь (влажный сезон), напротив, усиливается Межпассатное противотечение, а воды Канарского течения сдвигаются на север. Сезонная изменчивость водных масс приводит к образованию на шельфе Гвинеи и над материковым склоном системы круговоротов, зон дивергенций и конвергенций (Артамонов, 1983; Булгаков и др., 1988), что оказывает большое влияние на количественное развитие фитопланктона, его распределение и видовой состав (Кузьменко, Аба, 1988).

Исследование таксономического состава фитопланктона показало, что из 395 видов и разновидностей, обнаруженных нами в водах шельфа Гвинеи и прилежащих водах открытого океана, диатомовые представлены 209 видами и внутривидовыми таксонами (53 % от общего числа видов фитопланктона) и включают в себя 70 родов. Из общего числа диатомовых 72 вида — литоральные или случайно планктонные, которые встречались в основном в прибрежной зоне. Наибольшим видовым разнообразием характеризовались 2 планктонных рода — *Chaetoceros* (47 видов и разновидностей) и *Rhizosolenia* (24 вида и разновидности). Довольно часто у берегов обнаруживались такие неритические виды, как *Chaetoceros affinis* Laud., *C. compressus* Laud., *C. laevis* Leud.-Fort., *C. brevis* Schütt, *C. lorenzianus* Grun. Довольно редко в планктоне присутствовал *C. peruvianus* Brightw., который был обычным для глубоководной части шельфа, а также встречался в мелководной зоне во время приливов и в полную воду. Редко в пробах были обнаружены *C. messanensis* Castr., *C. convolutus* Castr., *C. atlanticus* Cl., *C. dichaeta* Ehr. и др. Из рода *Rhizosolenia* постоянными в планктоне, особенно в прибрежных водах, были *R. setigera* Brightw., *R. stolterfothii* H. Perag., *R. imbricata* Brightw. var. *imbricata*, *R. imbricata* var. *shrubsolei* (Cl.) Schröd., *R. calcar-avis* Schulze, *R. robusta* Norman, *R. castracanei* H. Perag., *R. styliformis* Brightw., *R. alata* Brightw., *R. phuketensis* Sundström, однако все они, за исключением первых трех видов, обнаруживались в планктоне в ма-

лых количествах. Остальные роды представлены 2—8 или одним видом; среди них доминируют виды родов *Nitzschia*, *Coscinodiscus*, *Bacteriastrum*, *Biddulphia* и особенно *Thalassiosira*. В прибрежных водах очень часто, иногда в больших количествах, развивались истинно планктонные виды, такие как: *Sceletonema costatum* (Grev.) Cl., *Leptocylindrus danicus* Cl., *Bacteriastrum hyalinum* Laud., *B. delicatulum* Cl., *Biddulphia mobiliensis* (Bail.) Grun., *Bellerochea horologicalis* V. Stosch?, *Nitzschia pungens* Grun. var. *atlantica* Cl., *N. tenuirostris* Mer., *Fragilaria oceanica* Cl., *Asterionella japonica* Cl., *Eucampia zodiacus* Ehr. f. *zodiacus* и немногочисленные случайно планктонные виды из родов *Achnanthes*, *Amphiprora*, *Pleurosigma*, *Climacosphenia*, *Triceratium*, *Mastogloia*, *Cocconeis* и др. Около половины встреченных в водах шельфа диатомовых являются субтропическими и тропическими видами.

Результаты обработки материала показали, что *Thalassiosira mala* Takano может считаться индикатором вод Канарского течения. Этот вид в огромных количествах встречается в сухой сезон (декабрь—май) в водах этого течения в районе шельфа Гвинеи. Здесь же в массе развивались также *T. subtilis* (Ostf.) Gran, *T. diporocyclus* Hasle и *Coenobiodiscus muriformis* Loeblich, Wight et Darley. Постоянно по всей акватории шельфа и в прилежащих водах открытого океана встречались *Pseudonitzschia delicatissima* (Cl.) Heid. и *N. tenuirostris* Mer.

Анализ встречаемости отдельных видов диатомовых с учетом их количественного развития и значимости в суммарном фитопланктоне позволил выделить три комплекса, которые можно считать руководящими в планктоне различных районов шельфа Гвинеи и водных масс.

Комплекс 1 — для прибрежных вод (с глубинами до 20 м); *Sceletonema costatum*, *Biddulphia mobiliensis*, *Bellerochea horologicalis*, *Ditylum brightwellii* (West) Grun., *Pleurosigma elongatum* W. Smith, *Asterionella japonica*, *Striatella unipunctata* (Lyngb.) Ag., *Nitzschia tenuirostris*, *N. pungens* var. *atlantica*, *Thalassionema nitzschioides* Grun., *Rhizosolenia setigera*, *R. stolterfothii*, *R. phuketensis*, *R. imbricata*, *Guinardia flaccida* (Castr.) Perag., *Schroderella delicatula* (H. Perag.) Pav., *Pyxidicula palmeriana* (Grev.) Streln. et Nikolaev, *Eucampia zodiacus* f. *zodiacus*, *Leptocylindrus danicus*, *Chaetoceros compressus*, *C. lorenzianus*, *Plagiogramma vanheurckii* Grun.

Комплекс 2 — воды Канарского течения: *Thalassiosira mala*, *T. subtilis*, *T. diporocyclus*, *Coenobiodiscus muriformis*, *Rhizosolenia stolterfothii*, *R. imbricata*, *R. alata* Brightw. f. *indica* (H. Perag.) Ostenf., *Guinardia flaccida*, *Eucampia zodiacus* f. *zodiacus*, *Leptocylindrus danicus*, *Lauderia annulata* Cl., *Pseudonitzschia delicatissima* (табл. I; II, *1—7*, *11—14*; III, *7*).

Комплекс 3 — воды Межпассатного противотечения: *Pseudonitzschia delicatissima*, *Hemiaulus hauckii* Grun., *H. sinensis* Grev., *Thalassiothrix frauenfeldii* Grun., *Nitzschia tenuirostris*.

Количественное развитие фитопланктона и его пространственное распределение в различные сезоны года четко согласуются с гидрологическим и гидрохимическим режимом вод в районе шельфа Гвинеи. Так, в сухой сезон (январь—март 1984 г.) холодные и богатые биогенными элементами воды Канарского течения под влиянием северных пассатных ветров достигали 10° с. ш. и вступали во взаимодействие с водами Межпассатного противотечения, образуя Северный Тропический Фронт (СТФ). Здесь отмечены сравнительно высокие концентрации фосфатов (до 0.7 мкг-ат Р/л), понижение температуры воды в поверхностных слоях до 21—23 °С и низкое насыщение ее кислородом (Безбородов и др., 1985). В этих водах в огромных количествах обнаруживались в основном *Thalassiosira mala*, *T. subtilis*, *T. diporocyclus* с суммарной численностью на отдельных станциях 600—1137 млн. кл.$\cdot$м$^{-3}$ и биомассой 2—12 г$\cdot$м$^{-3}$ в среднем для слоя 0 м—дно (рис. 1; 2). Первый вид, трудно распознаваемый в световом микроскопе (СМ) из-за малых размеров, имеет очень небольшой

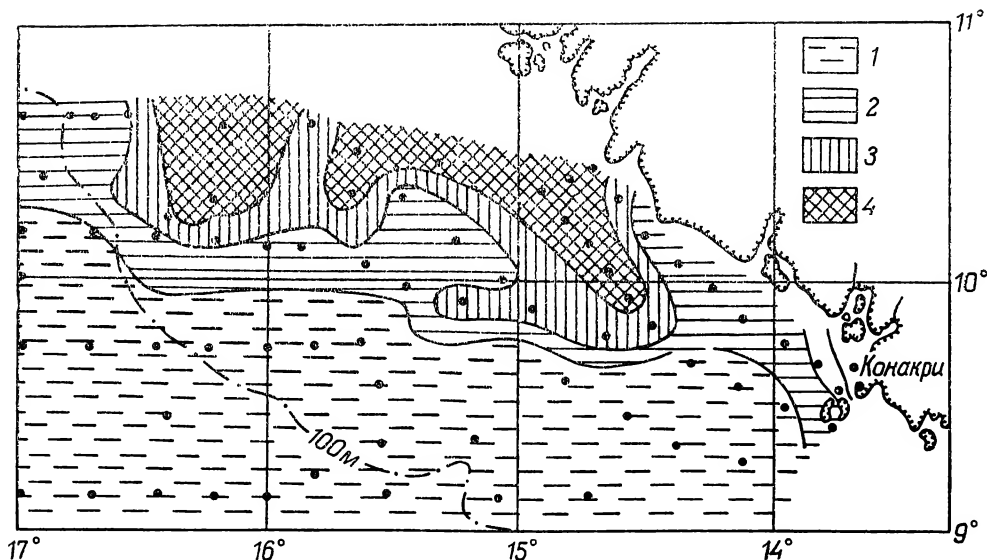


Рис. 1. Распределение численности диатомовых водорослей в январе—марте 1984 г.

1 — менее 100 млн. кл.·м$^{-3}$, *2* — 100—200, *3* — 200—500, *4* — более 500 млн. кл.·м$^{-3}$. Во всех рисунках *точками* отмечено расположение станций отбора проб. Данные приводятся в среднем для слоя 0—100 м (на мелководье 0 м—дно).

диаметр створок (3.7—5 мкм) и тонкую их структуру (около 30 ареол в 10 мкм), которая обнаруживается при его рассмотрении в электронном микроскопе (ЭМ) (табл. I, *1—6*). Клетки *T. mala* часто заключены в слизистую массу. Два других вида, клетки которых также погружены в слизистую массу, имеют более крупные размеры створок (15—25 мкм в диам.), но очень нежную структуру (30—40 ареол в 10 мкм). Идентификация этих двух видов в СМ затруднительна, так как различия между ними отчетливо видны только в электрон

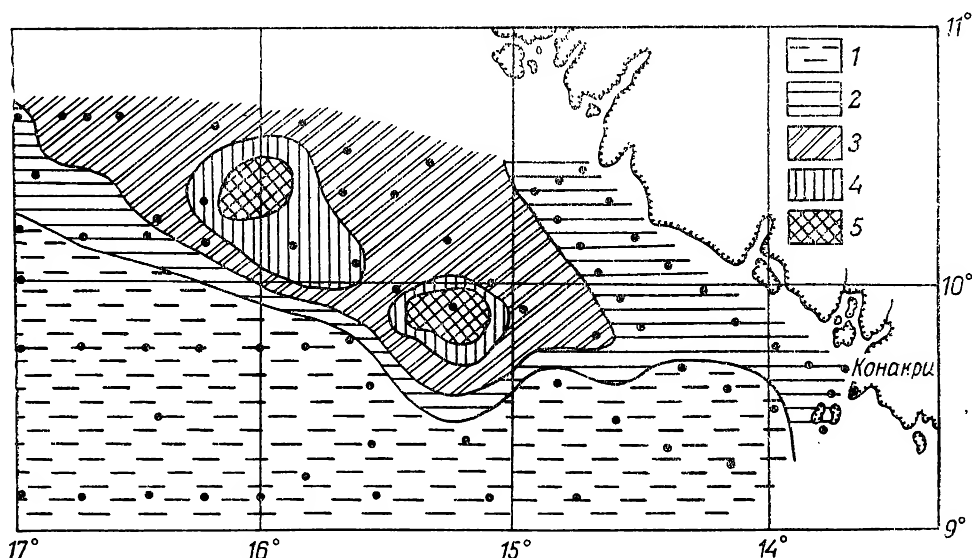


Рис. 2. Распределение биомассы диатомовых водорослей в январе—марте 1984 г.

1 — менее 500 мг·м$^{-3}$, *2* — 500—1000, *3* — 1000—5000, *4* — 5000—10 000, *5* — более 10 000 мг·м$^{-3}$.

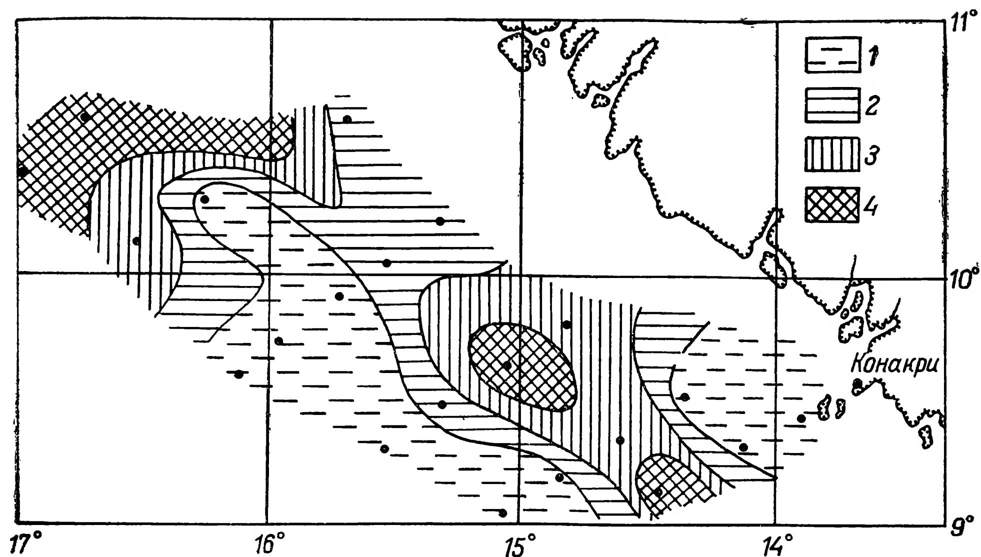


Рис. 3. Распределение численности диатомовых водорослей в марте 1985 г. Условные обозначения те же, что на рис. 1.

ном микроскопе (табл. I, *7—10*): число колец на створке из выростов с опорами у *T. subtilis* 3 и более, у *T. diporocyclus* — 2 (Макарова, 1988). В связи с этим в наших материалах подсчет этих видов проводился суммарно.

В прибрежной зоне (между 14°30′ и 15°30′ з. д.) основу диатомовых составляли клетки *Thalassiosira mala*, а также представители родов *Chaetoceros*, *Rhizosolenia*, *Nitzschia*, *Biddulphia*, *Eucampia* и другие (табл. III, *1—6*). Максимальная для периода исследования биомасса диатомовых (16.3 г·м$^{-3}$) была зарегистрирована юго-восточнее зоны СТФ за счет «цветения» *Rhizosolenia*

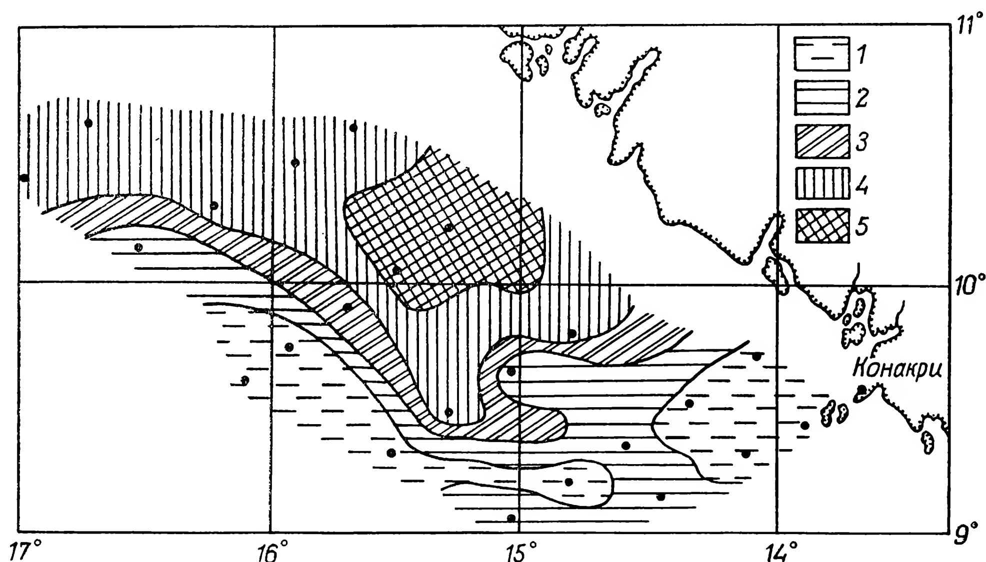


Рис. 4. Распределение биомассы диатомовых водорослей в марте 1985 г. *1* — менее 200 мг·м$^{-3}$, *2* — 200—500, *3* — 500—1000, *4* — 1000—5000, *5* — более 5000 мг·м$^{-3}$.

stolterfothii и других представителей этого рода. Район материкового склона был занят водами Межпассатного противотечения, обедненными биогенными элементами, которые характеризовались сравнительно низкими количественными показателями развития фитопланктона (9—45 млн. кл.·$м^{-3}$, 20—100 мг·$м^{-3}$).

Полученные для января—марта 1984 г. данные можно сравнить с таковыми для марта 1985 г. В этот период на шельфе также отмечались воды Канарского течения, однако если годом ранее они поднимались к поверхности, то в марте 1985 г. заглублялись в юго-восточном направлении в виде «языка» и располагались в слое 10—25 м. Воды Канарского течения также были богаты диатомовыми водорослями. В больших количествах здесь встречались *Thalassiosira subtilis*, *T. diporocyclus*, *T. mala* (суммарной численностью более 500 млн. кл.·$м^{-3}$ и биомассой до 1.3 г·$м^{-3}$) и особенно колониальная диатомовая водоросль *Coenobiodiscus muriformis* (до 1600 млн. кл.·$м^{-3}$, 0.8 г·$м^{-3}$). Ее распластанная колония, округлой или неопределенной формы, состоит из огромного числа, до 400—500, мелких клеток, соединенных радиальными тяжами (Loeblich et al., 1968) или погруженных в общую слизистую массу (табл. II, *1*, *2*). Панцирь в виде барабана, створки круглые (7.5—11 мкм в диам.) с отчетливыми ареолами (20—28 в 10 мкм) и краевым кольцом выростов с опорами (табл. II, *3—7*). Благодаря крупным размерам колонии (до 400 мкм) и ее специфическому строению этот вид хорошо идентифицируется в СМ.

На мелководье очень часто в значительном количестве (0.3—30 млн. кл., 12—700 мг·$м^{-3}$) встречался колониальный вид, который, вероятно, следует отнести к роду *Bellerochea*. В литературе известны три вида этого рода (Stosch, 1977). По морфологическим признакам наш вид имеет наибольшее сходство с *B. horologicalis* (Stosch, 1977, tab. 5, 1—30; tab. 6, 33—41). Наиболее интенсивно этот вид развивался в сухой сезон в северо-западной части шельфа (между 15—16° з. д.), где численность клеток достигала 55 млн., а биомасса — 2400 мг·$м^{-3}$. Обнаруженный нами вид представляет собой изогнутые до спиралевидных цепочки, состоящие из многочисленных, до нескольких десятков, клеток с очень тонким прозрачным панцирем. Структура обнаруживается только в ЭМ в месте соединения панцирей (табл. IV, *1—7*).

Наиболее высокая биомасса диатомовых (6—8.7 г·$м^{-3}$) получена для прибрежной зоны с глубинами до 20 м (рис. 3). Обычной в планктоне была *Pseudoguinardia recta* von Stosch., образующая прямые колонии до 15 клеток. Панцирь с пояска прямоугольный, крупный (более 100 мкм дл., 40—60 мкм шир.), в СМ бесструктурный, тонкостенный, прозрачный. Структура панциря очень нежная, видимая только в ЭМ (Stosch, 1985). Встречалась также *Rhizosolenia phuketensis*, которая образует своеобразные изогнутые колонии из нескольких клеток. Панцирь с пояска согнутый по продольной оси, с закругленными углами (более 100 мкм дл., 40—50 мкм шир.) и многочисленными соединительными ободками. В значительных количествах в планктоне вод шельфа встречался и другой вид этого рода — *R. imbricata*, с крупными клетками (до 500 мкм дл. и более 20 мкм шир.), образующими короткие цепочки. Панцири соединяются друг с другом коротким и прямым шипом, заходящим в паз смежного панциря (табл. II, *11*, *12*). Соединительные ободки имеют различную структуру на наружной и внутренней поверхностях (табл. II, *13*, *14*).

Значительную роль в прибрежном планктоне играли: *Bacteriastrum delicatulum*, *B. hyalinum*, *Pyxidicula palmeriana* (табл. II, *8—10*), *Triceratium favus* Ehr., *Eucampia zoodiacus* f. *zoodiacus* (табл. I, *11—15*), имеющие крупные размеры клеток и отчетливую структуру створок, хорошо различимую в СМ.

В переходный период от влажного сезона к сухому (октябрь—ноябрь) динамика и структура вод на шельфе Гвинеи совершенно иная, чем в сухой сезон. Так, в ноябре 1984 г. вся зона от берега до районов на шельфе с глубинами 50—100 м была занята распресненными водами (Булгаков и др., 1988).

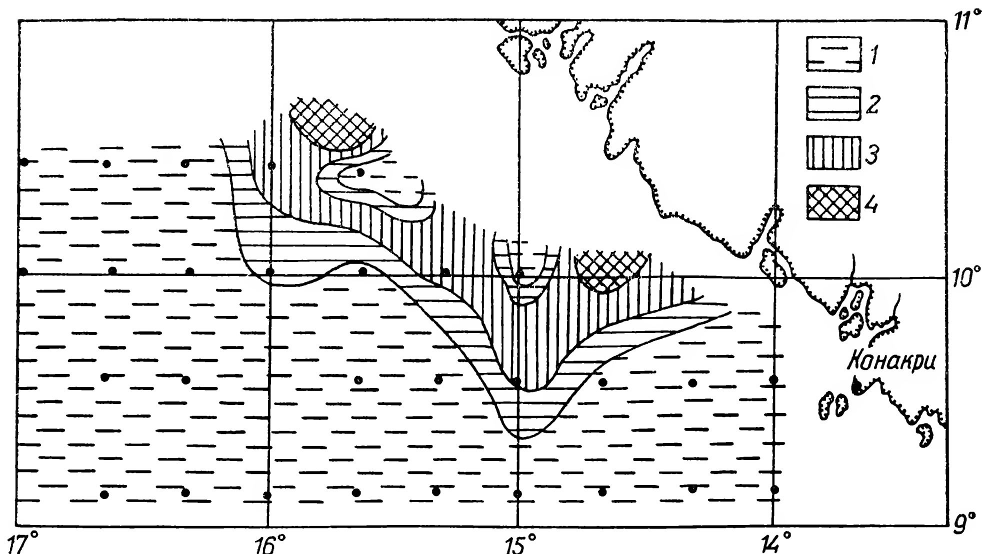


Рис. 5. Распределение численности (млн. кл·$м^{-3}$) диатомовых водорослей в ноябре 1984 г. *1* — менее 50, *2* — 50—100, *3* — 100—200, *4* — более 200.

С юго-запада к шельфу подходили высокосоленые воды Межпассатного противотечения, которые примерно в районе 17—17°20′ з. д. и 10° с. ш. разделялись на две ветви, в результате чего образовалась локальная зона подъема глубинных вод, богатых биогенными элементами, и наблюдалось повышение биомассы диатомовых за счет развития представителей рода *Coscinodiscus*. Основная же масса фитопланктона концентрировалась в прибрежной зоне шельфа (рис. 5, 6) с глубинами не более 20 м. Причем на мелководье, у самого берега в заливе Сангареа (район порта Конакри), общее число клеток диатомовых и их масса в среднем для ноября были примерно такими же, как и в январе—марте (см.

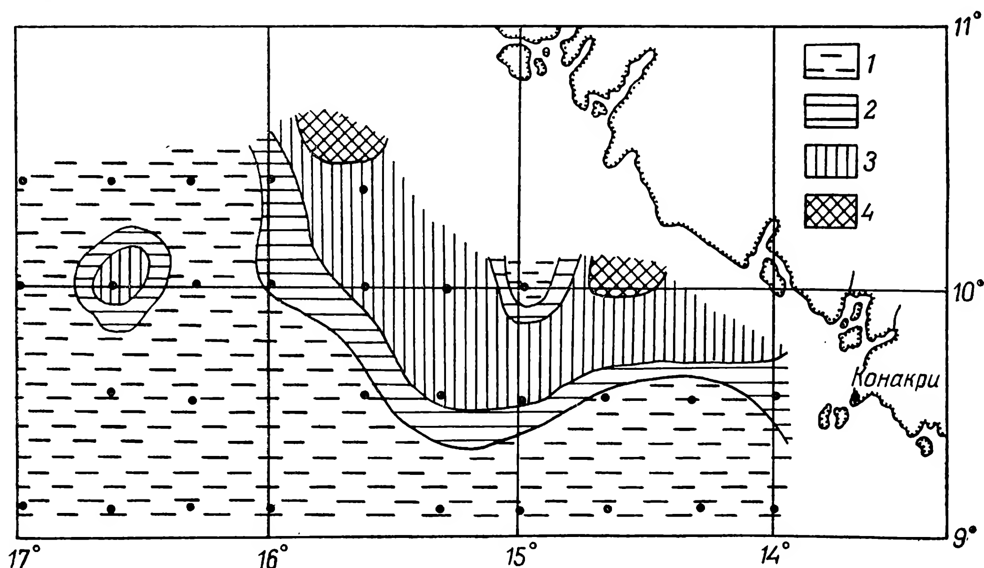


Рис. 6. Распределение биомассы (мг·$м^{-3}$) диатомовых водорослей в ноябре 1984 г. Условные обозначения те же, что на рис. 5.

Значение диатомовых водорослей в суммарном фитопланктоне различных районов шельфа Гвинеи и в прилежащих водах открытого океана

Группы водорослей	Район исследования: прибрежная зона у п. Конакри (глуб. 5 м)		прибрежная зона (глуб. 10—20 м)		воды Канарского течения на шельфе (глуб. 30—40 м)	
	ч	б	ч	б	ч	б
Январь — март 1984 г.						
Диатомовые водоросли	649.2	768.7	486.6	2811.4	864.3	12486.0
Суммарный фитопланктон	776.2	812.4	567.6	2846.7	930.4	12617.6
Ноябрь 1984 г.						
Диатомовые водоросли	667.0	611.8	345.5	343.2	—	—
Суммарный фитопланктон	798.8	1003.7	394.5	380.2	—	—

Продолжение

Группы водорослей	Район исследования: воды Межпассатного противотечения на шельфе (глуб. 200 м)		зона свала глубин (глуб. 300—500 м)		воды открытого океана (глуб. 1000 м)	
	ч	б	ч	б	ч	б
Январь — март 1984 г.						
Диатомовые водоросли	—	—	1.0	11.0	0.7	1.1
Суммарный фитопланктон	—	—	38.9	41.1	31.9	16.3
Ноябрь 1984 г.						
Диатомовые водоросли	3.5	126.9	4.0	8.2	0.8	0.9
Суммарный фитопланктон	28.8	142.3	116.5	53.0	31.0	9.3

Примечание: ч — численность, млн. кл.$\cdot$м$^{-3}$; б — биомасса, мг$\cdot$м$^{-3}$ в среднем для слоя 0—100 м, на мелководье — 0 м—дно.

таблицу). В прибрежной части шельфа наиболее интенсивно развивались различные виды из родов *Rhizosolenia*, *Sceletonema*, *Chaetoceros*, *Nitzschia*, *Pseudonitzschia*, *Bacteriastrum*, *Lauderia*, *Bellerochea*, *Thalassionema*, *Guinardia* и др. Следует отметить, что в планктоне исследованной нами акватории шельфа и прилежащих водах открытого океана в этот период не обнаружены *Thalassiosira mala* и *Coenobiodiscus muriformis*, что может свидетельствовать о том, что в сухой сезон эти виды приносятся на шельф Гвинеи с водами Канарского течения. Другие представители рода *Thalassiosira* — *T. subtilis* и *T. diporocyclus* — встречались в планктоне редко.

Глубоководная часть шельфа и воды открытого океана очень бедны фитопланктоном (0.4—18 млн. кл.$\cdot$м$^{-3}$, не более 50 мг$\cdot$м$^{-3}$), а диатомовые, в основном мелкие клетки из родов *Nitzschia*, *Chaetoceros*, *Thalassiothrix*, встречались в очень малых количествах, составляя на некоторых станциях всего 2—4 %, а по биомассе не более 10 % от суммарного фитопланктона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверина И. А. Фитопланктон района Дакара и Такоради в феврале—марте 1961 г. // Планктон Тихого океана. М.: Наука, 1968. С. 147—155. — *Аверина И. А.* Некоторые данные по качественному составу, количеству и распределению фитопланктона у западных берегов Африки в весенне-летний период // Тр. АзЧерНИРО. 1962. Вып. 20. С. 17—24. — *Артамонов Ю. В.* Океанографические условия северо-западного побережья Африки // Экспериментальные исследования гидрофизических полей. Севастополь: Изд-во Морского Гидрофиз. ин-та АН УССР, 1983. С. 99—101. — *Безбородов А. А.*, *Булгаков Н. П.*, *Еремеев В. Н.* и др.

Гидрохимия Гвинейского сектора Атлантики. Киев: Изд-во Ин-та Геол. наук АН УССР, 1985. 50 с. — *Булгаков Н. П.*, *Безбородов А. А.*, *Еремеев В. Н.* и др. Гидрофизика и гидрохимия шельфа Гвинеи // Тропическая Атлантика. Регион Гвинеи. Киев: Наук. думка, 1988. Ч. 2. С. 129—222. — *Георгиева Л. В.*, *Ашихмин В. М.*, *Сеничкина Л. Г.* и др. Фитопланктон и гидрохимические условия гвинейского шельфа в зимний период // Шельфовая зона Гвинейской Республики (фауна, флора и условия формирования осадочного чехла). Киев: Изд-во Ин-та Геол. АН УССР, 1987. С. 9—19. — *Киселев И. А.* Методы исследования планктона // Жизнь пресных вод СССР. М.; Л.: Наука, 1956. Вып. 4, № 1. С. 183—265. — *Кузьменко Л. В.* Размерно-весовая структура фитопланктона Аравийского моря // Биология моря. Киев: Наук. думка, 1975. Вып. 34. С. 26—38. — *Кузьменко Л. В.*, *Аба Ш. Р.* Фитопланктон (состав, распределение), первичная продукция, хлорофилл // Тропическая Атлантика. Регион Гвинеи. Киев: Наук. думка, 1988. Ч. 3, гл. 2. С. 234—256. — *Лопухин А. С.*, *Георгиева Л. В.* Фитопланктон и распределение хлорофилла «а» в акватории Гвинейского сектора Атлантики // Экология моря. Киев: Наук. думка, 1983. Вып. 12. С. 9—15. — *Макарова И. В.* Диатомовые водоросли морей СССР: род *Thalassiosira* Cl. Л.: Наука, 1988. 116 с. — *Пицык Г. К.*, *Георгиева Л. В.* Фитопланктон тропической Атлантики как основа биологической продуктивности // Планктон и биологическая продуктивность тропической Атлантики. Киев: Наук. думка, 1971. С. 66—122. — *Сеничева М. И.* Фитопланктон гвинейского побережья Атлантического океана // Тез. докл. II Всесоюз. съезда океанологов. Ялта, 1982. Вып. 5, ч. 1. С. 53—54. — *Сорокин Ю. И.* К методике концентрирования фитопланктона // Гидробиологический журнал. 1979. Т. 15, № 12. С. 71—76. — *Hasle G. R.* Some living marine species of the diatom family Rhizosoleniaceae // Beih. Nova Hedwigia. 1975. Hf 53. P. 99—140. — *Loeblich A. K. III*, *Wight W. W.*, *Darley W. M.* A unique colonial marine centric diatom Coenobiodiscus muriformis gen. et sp. nov. // J. Phycol. 1968. Vol. 4, N 4. P. 23—29. — *Stosch H. A.* Observations on Bellerochea and Streptotheca, including descriptions of three new planctonic diatom species // Beih. Nova Hedwigia. 1977. Hf 54. P. 113—166. — *Stosch H. A.* Some marine diatoms from the Australian region, especially from Port Phillip Bay and tropical North-eastern Australia // Brunonia. 1985. Vol. 8. P. 293—348.

Институт биологии южных морей АН УССР, Севастополь.
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 14 IV 1989.

УДК 581.526.323.4(261.24-182)

С. А. Вильбасте

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ МИКРОСКОПИЧЕСКИХ БЕНТОСНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В МЕЛКОВОДНЫХ БУХТАХ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

S. A. VILBASTE. THE SEASONAL DYNAMICS OF MICROSCOPIC BENTHOS ALGAE DEVELOPMENT IN THE SHALLOW BAYS IN THE NORTH-EASTERN PART OF THE BALTIC SEA

На основе оригинальных данных определены общие закономерности в развитии микрофитобентоса в мелководных и полузамкнутых бухтах северо-восточной части Балтийского моря. Годовая динамика донных микрофитов заключается в постепенном увеличении их количества в течение вегетационного периода, с достижением максимума в конце лета. Самые высокие биомассы микрофитобентоса получены летом во внутренних эвтрофированных частях бухт, где микрофитобентос во много раз обильнее, чем во внешних частях бухт.

Значение фитобентоса в продуцировании органического вещества в экосистеме неглубоких прибрежных вод во много раз выше, чем фитопланктона (Elmgren, 1984). В мелководной Рамеской бухте в северо-восточной части Балтийского моря фитобентос дает 70 % от суммарной первичной продукции (Вильбасте, 1987). На твердых грунтах значительная часть этой продукции приходится на макрофиты. На рыхлых подвижных грунтах, где макрофиты

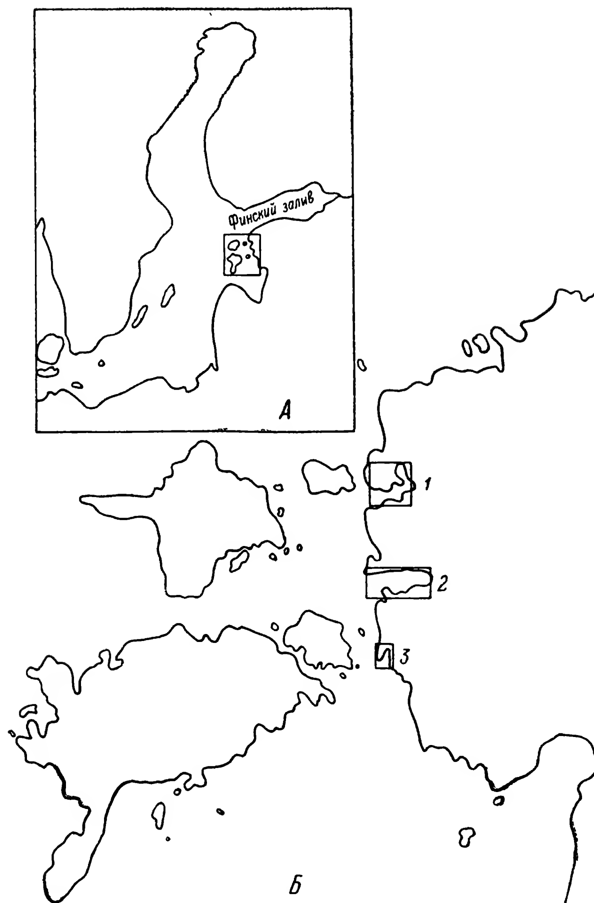


Рис. 1. Расположение изучаемых бухт в северо-восточной части Балтийского моря.

А — общая схема; *Б* — бухты: *1* — Хаапсалуская, *2* — Матсалуская, *3* — Раменская.

не способны вегетировать, возрастает продукционная роль микрофитобентоса, биомасса которого может достигать 10 г/м^2. В прилегающих к СССР районах Балтийского моря макрофитобентос изучен относительно хорошо (Трей, 1982), а микрофитобентос гораздо слабее. Цель настоящей работы — дать количественную характеристику сезонных изменений микрофитобентоса.

Материал и методика

Микрофитобентос в мелководных бухтах северо-восточной части Балтийского моря исследовался автором в течение 10 лет, с 1976 по 1985 гг. Материал (всего 493 пробы) собирали по программе комплексных гидробиологических работ лаборатории морской биологии Института зоологии и ботаники АН ЭССР в Матсалуской, Рамеской и Хаапсалуской бухтах (рис. 1).

Пробы брали трубчатым пробоотборником Элмгрена (площадь захвата 4.52 см^2), предусмотренным для сбора донной мейофауны, и фиксировали в 4%-ном формалине. В лаборатории пробы обрабатывали методом осаждения (Вильбасте, 1982). Количественный учет производили в камере Горяева с помощью микроскопа МБИ-15 при увеличениях в 200 и 400 раз. Для вычисления биомассы пользовались таблицами средних объемов клеток водорослей, составлен-

ными по данным из прибрежных вод окрестности г. Хельсинки (Melvasalo et al., 1973). Для некоторых видов рассчитали объем по размерам геометрических фигур клеток.

Результаты и обсуждение

Сезонные изменения микрофитобентоса выражены не очень резко. В течение вегетационного периода происходит постепенное увеличение биомассы и численности микрофитобентоса с достижением максимума в конце лета или в начале осени (Бодяну, 1979; Бондарчук, 1980) (рис. 2, 3). При изучении сезонной динамики микрофитобентоса надо учитывать соответствующие изменения и в развитии фитопланктона, так как в прибрежных водах наблюдается тесная взаимосвязь между развитием микрофитобентоса и фитопланктона (Пийрсоо, 1984, 1986). Во время сильного развития планктонных водорослей их можно встретить в большом количестве и в составе микрофитобентоса. Это затемняет ход сезонных изменений микрофитобентоса.

Весной, после таяния льда, начинается стремительное развитие планктонных водорослей. Ранневесенний максимум фитопланктона имеет место в условиях интенсивного освещения, обилия биогенных элементов и низкой температуры воды. В это время высокие показатели биомассы и особенно численности микрофитобентоса во многом объясняются присутствием в его составе большого количества планктонных диатомовых. Чаще всего встречаются центрические диатомовые из родов *Melosira*, *Coscinodiscus* и *Thalassiosira*, а также пеннатные водоросли *Achnanthes taeniata* и *Diatoma elongatum*, включая разновидность *D. elongatum* var. *tenuis*. Доля этих водорослей в составе микрофитобентоса может превышать 50 % как по биомассе, так и по численности. Из типичных бентосных водорослей чаще всего встречаются представители родов *Amphora*, *Mastogloia*, *Navicula*, *Nitzschia*.

Во время пышного развития планктонных водорослей количество света в бентали водоема уменьшается. К концу цветения фитопланктона температура воды повышается и световые условия на дне становятся лучше. С улучшением световых и температурных условий биомасса и численность бентосных микроводорослей начинают постепенно увеличиваться. В отличие от фитопланктона нарастание биомассы микрофитобентоса происходит за счет множества видов, численность которых растет одновременно. Доминирование по биомассе или по численности одного или нескольких видов не наблюдали.

Летом повышенная температура прибрежных вод, хорошие световые условия и умеренное эвтрофирование воды способствуют массовому развитию микроводорослей бентоса. Самые высокие показатели биомассы микрофитобентоса зарегистрированы нами летом во внутренних эвтрофированных частях мелководных бухт, где они во много раз выше, чем во внешних частях бухт. В это время зарегистрировано и максимальное количество таксонов в составе микрофитобентоса. Кроме типичных бентосных диатомовых из родов *Amphora*, *Epithemia*, *Gyrosigma*, *Mastogloia*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Rhoicosphenia*, *Synedra* довольно многочисленно встречаются синезеленые и зеленые водоросли, в частности некоторые виды *Gomphosphaeria*, *Merismopedia*, *Oscillatoria*, *Pediastrum*, *Scenedesmus*. Наличие указанных водорослей обусловлено низкой соленостью воды во внутренних частях бухт. Большинство из названных синезеленых и зеленых водорослей является пресноводными формами.

Осенью с охлаждением воды и уменьшением интенсивности солнечной радиации развитие водорослей ослабевает, при этом синезеленых и зеленых водорослей быстрее, чем диатомовых. В октябре—ноябре наблюдается осенняя вспышка развития планктонных диатомовых; одновременно количественные показатели микрофитобентоса становятся выше обычного. Соответственно изменяется и качественный состав микрофитобентоса. Холодноводные планк-

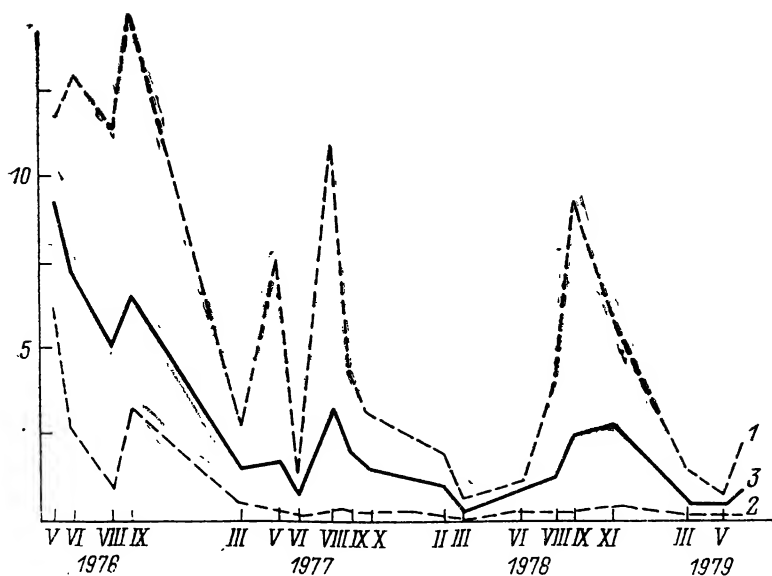


Рис. 2. Сезонная и многолетняя динамика биомассы микрофитобентоса в Хаапсалуской бухте.

По оси абсцисс — месяцы сбора проб, по оси ординат — биомасса, мг/10 см². *1* — максимальные величины сборов в данном месяце, *2* — минимальные величины сборов в данном месяце, *3* — средние данные за месяц.

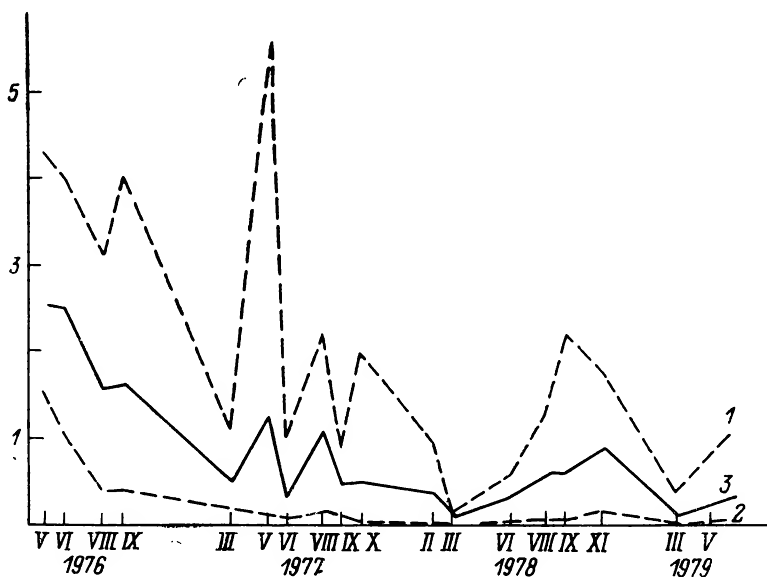


Рис. 3. Сезонная и многолетняя динамика численности микрофитобентоса в Хаапсалуской бухте.

По оси абсцисс — месяцы сбора проб, по оси ординат — численность сборов в данном месяце, 10^6 кл./10 см². Обозначения те же, что на рис. 1.

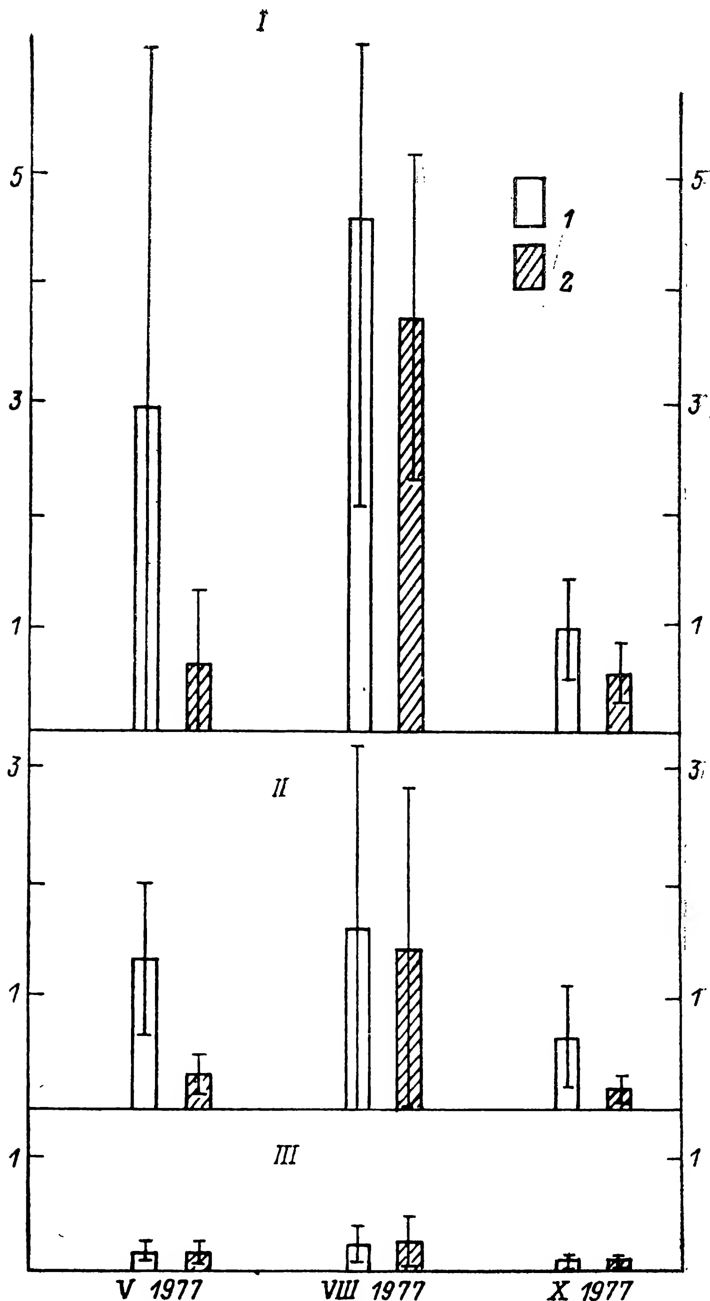


Рис. 4. Средние биомасса (*1*) и численность (*2*) микрофитобентоса и их варьирование в Матсалуской бухте в восточной (*I*), средней (*II*) и западной (*III*) частях.

На левой оси ординат — биомасса, мг/10 см²; на правой — численность, 10^6 кл./10 см².

тонные диатомовые, такие как *Diatoma elongatum* и его разновидность *D. elongatum* var. *tenuis*, *Achnanthes taeniata* и другие, становятся вновь многочисленными среди водорослей микрофитобентоса.

Зимой микрофитобентос развит слабо, хотя не все бентосные водоросли имеют стадии покоя и часть из них способна вегетировать круглый год. Однако

и зимой иногда наблюдаются относительно высокие биомассы микрофитобентоса, что может быть отчасти обусловлено большой индивидуальной массой некоторых очень крупных одноклеточных диатомовых, например видов из рода *Campylodiscus*. Но такие виды встречаются не только зимой — они могут вегетировать круглый год. Зимой могут встречаться некоторые синезеленые и зеленые водоросли, которые характерны для летнего аспекта микрофитобентоса.

В связи с различием экологических условий сезонная динамика микрофитобентоса проявляется в разных частях бухт по-разному. Например, в узкой и длинной Матсалуской бухте она ярче всего выражена во внутренней (восточной) части бухты, а во внешней (западной) практически отсутствует; там в течение всего вегетационного периода наблюдались низкие величины биомассы и численности водорослей микрофитобентоса (рис. 4).

В итоге можно сказать, что сезонная динамика донных микрофитов выражается в постепенном увеличении их количества по мере повышения температуры воды и усиления освещенности и уменьшении количества микрофитобентоса при обратном ходе этих факторов. В соответствии с этим средние количественные показатели развития микрофитобентоса являются самыми высокими летом и наиболее низкими зимой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бодяну Н. Микрофитобентос // Основы биологической продуктивности Черного моря. Киев: Наук. думка, 1979. С. 109—123. — *Бондарчук Л. Л.* Диатомовые водоросли прибрежных грунтов Кандалакшского залива Белого моря // Донная флора и продукция краевых морей СССР. М.: Наука, 1980. С. 63—73. — *Вильбасте К.* Продукционные характеристики мелководной бухты // Изв. АН ЭССР. Биол. 1987. Т. 36, № 3. С. 244—248. — *Вильбасте С.* Видовой состав и сезонная динамика микрофитобентоса Матсалуской бухты // Изв. АН ЭССР. Биол. 1982. Т. 31, № 3. С. 233—243. — *Пийрсоо К.* Фитопланктон Хаапсалуской бухты и его сезонная динамика // Гидробиологический режим Балтийского моря. Таллинн: Изд-во АН ЭССР, 1984. С. 24—23. — *Пийрсоо К.* Видовой состав и сезонная динамика фитопланктона Матсалуской бухты // Изв. АН ЭССР. Биол. 1986. Т. 35, № 1. С. 61—71. — *Трей Т.* Обзор гидроботанических исследований в прилегающих к СССР районах Балтийского моря (1803—1980). Таллинн: Изд-во АН ЭССР, 1982. 46 с. — *Elmgren R.* Trophic dynamics in the enclosed, brackish Baltic Sea // Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer. 1984. Vol 183. P. 152—169. — *Melvasalo T., Viljamaa H., Huttonen M.* Planktonanalyysimenetelmät vuosina 1966—1972 // Rep. Water Conservation Laboratory. 1973. Vol. 5. P. 1—21. — *Stauber J. L., Jeffrey S. W.* Photosynthetic pigments in fifty-one species of marine diatoms // J. Phycol. 1988. Vol 24. P. 158—172.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР,
Тарту.

Получено 17 IV 1989.

УДК 581.55 : 631.445.124 (470.22)

Л. Г. Козлов, Н. П. Ларионова

ПОДЗЕМНАЯ ФИТОМАССА И ПРОЧНОСТЬ ДЕРНИНЫ СЕЯНЫХ ЛУГОВ НА МЕЛИОРИРОВАННЫХ ЗЕМЛЯХ КАРЕЛИИ

L. G. KOSLOV, N. P. LARIONOVA. UNDERGROUND PHYTOMASS AND TURF DURABILITY OF SEEDED MEADOWS IN MELIORATED LANDS OF KARELIA

Изучена динамика запасов подземной фитомассы на сеяных лугах, созданных посевом отдельных видов трав и травосмесей. Показано, что масса подземных органов возрастает при улучшении водного и пищевого режимов почвы. На торфяных почвах прочность дернины находится в соответствии с запасом подземной фитомассы.

Изучение подземной части луговых растений и фитоценозов в последние десятилетия приобрело довольно широкий размах (Шалыт, 1950; Понятовская, 1956; Станков, 1964; Демин, 1970; Работнов, 1974; Лапинскене, 1986). Установлено, что строение и пространственное расположение корневых систем чрезвычайно разнообразны и определяются не только видовым составом растительного сообщества, типом почвы, обеспеченностью почвы влагой и элементами питания растений, но и конкурентными отношениями растений между собой (Красовская, 1925; Качинский, 1931; Дмитриев, 1948; Клапп, 1961; Акимцева, 1975; Гуричева и др., 1975).

Дернина — один из биогеоценотических горизонтов, характерный для всех луговых биогеоценозов, воздействуя на который человек изменяет условия произрастания луговых растений (Работнов, 1976). Данные по динамике массы подземных органов весьма противоречивы в связи с тем, что исследования проводились на разных типах лугов и в разные годы (Тоомре, 1966; Игнатенко и др., 1968; Работнов, 1974; Томин, Чепурнов, 1975; Ромашов, Ахламова, 1977; Зайкова, 1980). На торфяных почвах такие исследования малочисленны и выполнены в основном на территории Белорусской ССР и республик Прибалтики. Сведения о скорости формирования дернины при создании сеяных лугов, особенно в условиях европейского Севера страны, в литературе практически отсутствуют.

Упругость и прочность дернины связаны с массой подземных органов. Наиболее детальное изучение прочности дернины на культурных пастбищах и факторов, обусловливающих ее величину, проведено К. И. Эрингисом (1964). Интенсификация лугопастбищного хозяйства и все более широкое использование на лугах сельскохозяйственных машин предъявляют возрастающие требования к прочности дернины и при сенокосном использовании травостоя.

Материал и методика

Основные наблюдения за динамикой запасов подземной фитомассы в зависимости от возраста и видового состава травостоя сеяного луга, вида почвы и степени ее осушения и окультуренности, нормы внесения минеральных удобрений выполнены в течение 1974—1987 гг. на Корзинском научном стационаре Института биологии Карельского филиала АН СССР (Южная Карелия). Почвенный покров Корзинской низины представлен двумя типами болотных почв — низинными и переходными. Торфяная залежь мощностью до 3.5 м подстилается озерно-ледниковыми ленточными глинами.

Исследования проводились на следующих объектах:

1. Полевой опыт с различными травосмесями. Сезонная динамика подземной фитомассы изучалась в посевах тимофеевки луговой *Phleum pra-*

tense L., простой травосмеси из тимофеевки луговой и овсяницы луговой *Festuca pratensis* Huds. и сложной травосмеси, которая включала следующие виды: тимофеевка луговая, овсяница луговая, ежа сборная *Dactylis glomerata* L., лисохвост луговой *Alopecurus pratensis* L., кострец безостый *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub, овсяница красная *Festuca rubra* L., мятлик луговой *Poa pratensis* L., полевица гигантская *Agrostis gigantea* Roth. Удобрения вносили в дозах $P_{60}K_{90}$, $N_{45-60}P_{60}K_{90}$ и $N_{90-120}P_{60}K_{90}$. Фосфорно-калийные удобрения и минеральный азот из расчета N_{45-60} вносили весной. Дополнительно N_{45-60} вносили после первого укоса. Использование травостоя двуукосное. Почва осушенная низинная торфяная, длительно окультуриваемая.

2. Сеяный луг, созданный посевом тимофеевки луговой на низинной торфяной почве разной степени окультуренности, где в трех полевых опытах изучалось влияние широкого диапазона доз минеральных удобрений (от 60 до 300 кг действующего вещества) на запас подземной фитомассы. Удобрения вносили ежегодно весной.

3. Семь стационарных площадок (СП) для биогеоценотических исследований. Площадки подобраны так, чтобы охватить наблюдениями основные почвенные разности, степень осушения и окультуренности почв. Площадки залужены простой травосмесью, включающей тимофеевку и овсяницу луговую. Удобрения вносили в два срока: весной $N_{60}P_{60}K_{90}$ и летом после основного укоса трав $N_{60}K_{60}$. Использование травостоя двуукосное.

4. Неосушенное низинное болото, примыкающее к экспериментальному участку.

Часть исследований выполнена в близких климатических условиях на Олонецкой низине (Южная Карелия), где объектом наблюдений стало культурное пастбище на дерново-подзолистых глееватых тяжелосуглинистых почвах, подстилаемых ленточными глинами. Пастбище осушено закрытым гончарным дренажем с расстояниями между дренами 10 и 36 м (соответственно частый и разреженный дренаж). Контролем служил участок без регулирующей осушительной сети. Залужение проведено бобово-злаковой травосмесью, включающей тимофеевку луговую, овсяницу луговую, лисохвост луговой, райграс пастбищный *Lolium perenne* L., клевер луговой *Trifolium pratense* L., клевер ползучий *Trifolium repens* L. Удобрения вносили из расчета $N_{90}P_{60-90}K_{90}$. Использование травостоя — четырехкратное стравливание в течение вегетационного периода.

Для учета массы корней в почве использован метод выемок почвенных монолитов с помощью бура. Определяли запасы подземной фитомассы в верхней 30-сантиметровой толще с делением по слоям: 0—6 (дернина), 6—15 и 15—30 см. Повторность четырехкратная. Предварительные наблюдения показали, что на торфяных почвах глубже подошвы пахотного горизонта (25—30 см) корневая система растений практически не проникает.

При учете корней на минеральной почве наибольшее распространение получил метод, основанный на отмывке корней водой на почвенных ситах. Применение такой модификации на торфяных почвах, по нашим наблюдениям, дает завышенные результаты, так как на ситах вместе с корнями возделываемых растений обнаруживаются и неразложившиеся остатки растений-торфообразователей, количество которых зависит от степени разложения торфа. Сравнительная проверка нескольких модификаций извлечения корней (отмывка на корнемоечной машине, на комплекте сит, из высушенных образцов почвы и т. д.) позволила сделать вывод о целесообразности извлечения живых корней из монолита почвы пинцетом с последующей отмывкой на ситах и высушиванием до воздушно-сухого состояния.

Отбор образцов надземной и подземной фитомассы проводили весной (фаза кущения злаков), летом (начало цветения злаков), осенью (кущение отавы). Более детальное изучение динамики накопления фитомассы осуществлено на третий год жизни травостоя в посеве сложной травосмеси, когда отбор образ-

цов вели в течение вегетационного периода через 10—14 дней. Запас надземной фитомассы учитывался на площадках 0.25 м² в 4—8-кратной повторности одновременно с отбором надземной фитомассы. Плотность дернины измеряли плотномером И. Ф. Голубева в 20-кратной повторности.

Результаты исследования и их обсуждение

На сеяных лугах (независимо от видового состава травостоя) основная масса подземных органов сосредоточена в дернине на глубине до 5—6 см (табл. 1). На торфяных почвах глубже 30 см от поверхности проникают лишь единичные корни. Без внесения удобрений корневая масса более равномерно рассредоточена в пахотном горизонте. Фосфорно-калийные и невысокие дозы полного минерального удобрения усиливают нарастание подземной фитомассы и способствуют концентрации корней в самом верхнем слое почвы.

ТАБЛИЦА 1

Влияние состава травостоя и удобрений на запас и распределение подземной фитомассы в слое почвы 0—30 см (средняя за 4 года)

Время учета	Травостой	Удобрение	Запас фитомассы, г/м² возд.-сух. вещества ($M \pm m$)	Из него по горизонтам, %		
				0—6 см	6—15 см	15—30 см
Весна (кущение)	Тимофеевка+ +овсяница луговая	Без удобрений	172±27	46.9	32.0	21.1
		$P_{60}K_{90}$	376±55	78.7	14.1	7.2
		$N_{90}P_{60}K_{90}$	365±78	78.6	13.7	7.2
	Сложная травосмесь	Без удобрений	199±29	69.9	18.1	12.0
		$P_{60}K_{90}$	437±103	83.7	10.3	6.0
		$N_{90}P_{60}K_{90}$	527±55	86.0	8.9	5.1
Лето (начало цветения)	Тимофеевка+ +овсяница луговая	Без удобрений	176±14	53.0	37.0	20.0
		$P_{60}K_{90}$	415±60	76.1	15.2	8.7
		$N_{90}P_{60}K_{90}$	461±73	84.3	9.9	5.8
	Сложная травосмесь	Без удобрений	288±60	72.0	22.1	5.9
		$P_{60}K_{90}$	410±57	74.5	15.5	10.0
		$N_{90}P_{60}K_{90}$	370±22	76.7	13.8	9.6
Осень (отава)	Тимофеевка+ +овсяница луговая	Без удобрений	215±23	77.2	16.3	6.5
		$P_{60}K_{90}$	491±67	85.2	8.9	5.9
		$N_{90}P_{60}K_{90}$	407±60	85.0	9.0	6.0
	Сложная травосмесь	Без удобрений	218±30	77.5	16.1	6.4
		$P_{60}K_{90}$	464±47	82.0	12.3	5.7
		$N_{90}P_{60}K_{90}$	410±46	86.1	10.3	3.6

Локализацию наибольшей массы корней в верхних слоях почвы М. С. Шалыт (1950) объясняет более высоким плодородием, Н. З. Станков (1964) — хорошей аэрацией, меньшим содержанием углекислого газа. На холодных почвах корневые системы развиваются слабо и корни проникают неглубоко (Дадыкин, 1952). На осушенных торфяниках это может быть связано также с низкими температурами почвы, неблагоприятными водным режимом и газовым составом почвенного воздуха.

По многолетним наблюдениям, на лугах, созданных посевом как тимофеевки луговой, так и травосмесей, независимо от уровня минерального питания растений запас подземной фитомассы существенно меняется в течение вегетационного периода: в фазу кущения злаков масса корней довольно высокая, летом, перед сенокосом, она может несколько уменьшаться, а к осени вновь возрастает. Уменьшение массы подземных органов в середине лета связано с переходом растений в генеративную фазу развития, сопровождающуюся снижением актив-

ности роста корней и переходом пластических веществ в надземные органы. Увеличение запаса подземной фитомассы в период осеннего максимума можно объяснить оттоком в нее пластических веществ из отмирающих надземных органов растений, оканчивающих к осени малый цикл развития. Кроме того, образование и отмирание подземных органов тесно связано с ритмом побегообразовательных процессов, а также со сроками жизни побегов (Шалыт, 1950; Смелов, 1962; Макаревич, 1978).

Более детально изучение динамики накопления надземной и подземной фитомассы, проведенное на третий год жизни трав, показало, что период с начала вегетации трав до сенокоса можно разделить на два срока (табл. 2): первый —

ТАБЛИЦА 2

Динамика запаса надземной и подземной фитомассы сеяного луга (посев сложной травосмеси третьего года жизни по фону $N_{90}P_{60}K_{90}$), г/м² возд.-сух. вещества

Дата	Надземная фитомасса ($M \pm m$)	Подземная фитомасса ($M \pm m$)	Отношение надземной фитомассы к подземной
2 VI	394±31	781±148	1 : 1.98
14 VI	409±31	575±76	1 : 1.41
24 VI	479±56	423±68	1 : 0.88
7 VII	618±43	485±45	1 : 0.78
(1-й укос)			
3 VIII	364±27	390±66	1 : 1.08
23 VIII	447±35	599±81	1 : 1.34
(2-й укос)			
20 IX	209±18	529±94	1 : 2.05

до 24 июня, когда накопление надземной фитомассы идет довольно медленно (масса травостоя увеличилась с 394±31 до 479±56 г/м²), количество подстилки увеличивается, а масса корней значительно уменьшается (с 781±148 до 423±±68 г/м²) в связи с использованием запасных питательных веществ на рост травостоя. Затем, когда растения-доминанты вступают в фазу «выход в трубку», наблюдается интенсивный рост надземной фитомассы, увеличение массы корней. В течение первой половины лета отношение надземной и подземной фитомассы изменяется от 1 : 1.98 до 1 : 0.78.

После скашивания трав одновременно с отрастанием отавы количество корней сначала уменьшается, а затем вновь возрастает до значительной величины (599±81 г/м²). После скашивания отавы (конец августа) некоторая часть запасных питательных веществ из корней снова используется на отрастание травостоя.

Изучение погодичной динамики подземной фитомассы, учитываемое в середине вегетационного периода, показало, что количество корней менялось от года к году. Минимальный запас подземных органов был в первый и второй год жизни трав, а затем, с увеличением возраста луга, их масса росла на большинстве вариантов.

В полевых опытах показано влияние широкого диапазона доз минеральных удобрений на запасы фитомассы луговых агроценозов, образованных посевом тимофеевки луговой на осушенной низинной торфяной почве различной степени окультуренности. Внесение отдельных элементов питания лишь незначительно увеличивало запас корней в почве. Умеренные нормы полного минерального удобрения (60—120 кг действующего вещества на 1 га) стимулировали рост корневой системы (табл. 3). Дальнейшее увеличение норм удобрений (180—300 кг/га) достоверно снижало запасы подземной фитомассы. С увеличением

ТАБЛИЦА 3

Влияние минеральных удобрений на запас надземной и подземной фитомассы в посеве тимофеевки луговой (средняя по трем опытам), г/м² возд.-сух. вещества

Год жизни травостоя	Удобрение	Надземная фитомасса ($M \pm m$)	Подземная фитомасса ($M \pm m$)	Отношение надземной к подземной фитомассе
Третий	Без удобрений	279±27	169±12	1 : 0.60
	$N_{60}P_{60}K_{60}$	390±31	207±15	1 : 0.53
	$N_{120}P_{120}K_{120}$	522±38	230±16	1 : 0.44
	$N_{180}P_{180}K_{180}$	611±41	153±14	1 : 0.25
	$N_{240}P_{240}K_{240}$	587±26	179±17	1 : 0.30
	$N_{300}P_{300}K_{300}$	576±44	188±19	1 : 0.32
Пятый	Без удобрений	325±35	322±35	1 : 0.99
	$N_{60}P_{60}K_{60}$	583±46	424±40	1 : 0.72
	$N_{120}P_{120}K_{120}$	634±63	397±60	1 : 0.62
	$N_{180}P_{180}K_{180}$	769±61	367±47	1 : 0.47
	$N_{240}P_{240}K_{240}$	711±57	321±48	1 : 0.45
	$N_{300}P_{300}K_{300}$	684±37	286±41	1 : 0.41

урожая темпы накопления подземной фитомассы снижаются, отношение запаса подземных органов к массе надземных существенно меняется.

Для изучения влияния почвенных условий на формирование подземной фитомассы посевом травосмеси из тимофеевки луговой и овсяницы луговой были созданы травостои на стационарных площадках (СП), которые различаются мощностью торфяной залежи, агрохимическими показателями корнеобитаемого слоя почвы, водным режимом.

Для неосушенного болота характерен высокий общий запас фитомассы (табл. 4), однако более 68 % ее составляют мхи, а на долю травянистой расти-

ТАБЛИЦА 4

Запас фитомассы на сеяных лугах (средняя за 4 года), г/м² возд.-сух. массы

Объект исследования	Надземная фитомасса		Подземная фитомасса	Общий запас фитомассы	Отношение живой надземной фитомассы к подземной
	живая	мертвая			
Неосушенное низинное болото	1023	327	1061	2411	1 : 1
Сеяный луг:					
слабо дренированный удобряемый (СП-4)	842	51	461	1354	1 : 0.5
хорошо дренированный без удобрений (СП-1)	388	54	216	658	1 : 0.6
удобряемый (СП-3)	900	68	641	1609	1 : 0.7
На торфяно-глеевой низинной почве (СП-7)	844	86	874	1804	1 : 0.9

тельности приходится лишь 30 %. Отмирающие растения разрушаются медленно. Высокий запас корней наблюдался на длительно окультуриваемой торфяной почве СП-3 (641 г/м²). Значительно слабее развивается корневая система на слабоосушенной почве СП-4 (461 г/м²) и на слабоокультуренном неудобряемом участке СП-1 (216 г/м²). На торфяно-глеевой почве СП-7, где мощность торфяной прослойки не превышает 30 см, запас подземной фитомассы в среднем составил 874 г/м².

Основная масса корней (82.8—91.8 %) здесь также сосредоточена в слое 0—6 см, в слое 6—15 см — 5.5—11.6 %, а в слое 15—30 см — лишь 2.7—6.6 %. На неудобренном участке (СП-1) уже на четвертый год жизни трав общая масса корней уменьшилась на 37 г/м² по сравнению со вторым годом жизни, причем в верхнем слое почвы снижение незначительное (6 г/м²), в то время как в слое 6—30 см запас корней уменьшился на 15 г/м². Без внесения минеральных удобрений высеянные травы выпадают, а развиваются дикорастущие с неглубокой корневой системой.

На всех удобряемых участках масса корней с возрастом увеличилась. Наиболее значителен прирост корней на лугу с длительно окультуриваемой почвой (СП-3). Нарастание корней происходило по всей толще пахотного горизонта. В этом случае возрастает насыщенность почвы корнями, вследствие чего улучшается использование запасов питательных веществ почвы и влаги.

Одновременный учет подземной фитомассы на разновозрастных посевах показал, что запасы корней наиболее высоки на лугах 15—18 лет жизни (690—870 г/м²), на молодых удобряемых лугах они несколько ниже (641 г/м²). На влажном участке, где травостой менее развит, масса корней уменьшается в 1.4 раза, а на неудобряемом массиве луга — почти в 3 раза.

Обращает на себя внимание, что на торфяных почвах запас подземной фитомассы относительно невелик, в то время как на естественных лугах запас подземной фитомассы в 2—10 раз превышает массу надземных органов (Матвеева, 1967; Зайкова, 1980).

Многолетние наблюдения, проведенные нами ранее (Козлов, 1977) в близких климатических условиях на осушенных суглинистых почвах Олонецкой равнины (Южная Карелия), показали, что при пастбищном использовании сеяных лугов масса живых корней в несколько раз превосходит надземную фитомассу (табл. 5). В то же время на сеяных лугах, созданных на торфяных почвах, масса корней летом всегда меньше надземной фитомассы.

ТААБИЦА 5

Влияние степени осушения пастбища на запас фитомассы, г/м² сух. вещества

Фон осушения	Год использования луга	Сбор надземной фитомассы	Запас подземной фитомассы	Отношение надземной фитомассы к подземной
Без осушения	Первый	157	441	1 : 2.81
	Третий	131	698	1 : 5.34
	Шестой	127	738	1 : 5.82
Разреженный дренаж	Первый	531	712	1 : 1.34
	Третий	423	1434	1 : 3.39
	Шестой	477	1631	1 : 3.42
Частый дренаж	Первый	811	841	1 : 1.04
	Третий	609	1642	1 : 2.69
	Шестой	514	1698	1 : 3.30

Луговая растительность, развивая мощную корневую систему, способна создавать прочную на разрыв дернину. На торфяной почве она коррелирует с запасом корневой массы (табл. 6). По нашим наблюдениям, она в течение лета колеблется в посеве тимофеевки луговой от 15.6±0.7 до 21.8±0.5 кг/см², в посеве сложной травосмеси — от 18.4±0.3 до 23.9±1.0 кг/см². На дорожках, занятых низовыми злаками, прочность дернины достигала 31.4±1.4 кг/см².

Твердость торфяной почвы без растительности мало меняется в течение лета. Растительность увеличивает сопротивление торфяной почвы расклиниванию в 1.5—2 раза. Посев травосмесей, особенно с участием низовых злаков, создаю-

ТАБЛИЦА 6

Влияние травостоя на прочность дернины сеяного луга, кг/см²

Год использования травостоя	Дата учета	Без растительности (контроль) ($M \pm m$)	Тимофеевка луговая ($M \pm m$)	Простая травосмесь ($M \pm m$)	Сложная травосмесь ($M \pm m$)	Низовые злаки (дорожка) ($M \pm m$)
Первый	15 V	10.2±0.6	16.4±0.9	16.9±1.2	16.9±1.0	26.7±1.3
	3 VI	13.1±0.8	18.6±1.5	18.9±1.1	17.9±1.4	24.9±1.4
	10 VI	6.9±0.4	14.7±1.3	16.7±1.1	18.9±1.4	25.8±1.0
	17 VI	8.4±0.6	16.3±0.9	18.7±1.2	21.7±1.3	30.0±1.2
	26 VI	12.7±0.6	21.1±1.1	22.0±0.8	22.8±1.2	31.1±0.9
	9 VII	11.4±0.5	17.3±1.4	20.1±0.4	20.5±0.9	28.8±1.9
	23 VII	11.3±0.6	15.0±0.7	18.7±0.8	19.4±1.2	26.7±2.1
	1 VIII	14.0±0.8	18.2±0.8	23.4±1.2	25.9±1.0	29.8±1.9
	13 VIII	15.1±0.9	22.1±1.2	22.0±1.2	21.0±1.4	26.4±1.8
	28 VIII	11.7±0.4	18.3±1.1	19.1±0.7	20.9±1.2	26.0±1.2
Третий	2 VI	7.2±0.4	16.9±0.9	18.4±0.7	18.5±1.2	20.1±0.6
	15 VI	8.9±0.8	17.9±0.9	19.3±0.9	19.6±1.1	20.4±0.8
	23 VI	12.1±0.6	18.9±1.0	20.4±0.8	20.8±0.9	26.4±0.9
	7 VII	16.4±0.7	21.7±0.8	22.2±0.8	22.9±0.6	30.1±2.0
	18 VII	16.6±0.8	21.8±0.5	22.9±1.0	23.9±1.0	31.4±1.4
	28 VII	14.1±0.6	18.7±0.7	20.7±0.7	22.0±0.9	29.9±1.2
	11 VIII	11.4±0.5	15.6±0.7	18.4±0.5	19.2±0.7	26.6±1.9
	22 VIII	12.1±0.8	20.7±0.8	19.8±0.5	20.7±0.8	23.4±1.7
	8 IX	13.0±0.6	18.2±0.6	18.1±0.5	18.4±0.3	24.5±1.9

щих прочную на разрыв дернину, повышает прочность дернины на 3—6 кг/см² по сравнению с одновидовыми посевами. Особенно высока прочность дернины на участках с высоким обилием овсяницы красной, формирующей эластичную дернину.

В соответствии с запасом корневой массы находится прочность дернины и на стационарных площадках. На СП-3, где травостой хорошо развит, прочность дернины наибольшая. На неудобряемом участке (СП-1) травостой угнетен и прочность дернины снижается на 6—8 кг/см². На влажном участке (СП-4) хотя травостой и развивается интенсивно, но суммарная прочность дернины и почвы, как правило, ниже на 4—6 кг/см², чем на интенсивно дренированном лугу, что связано с уменьшением несущей способности почвы. Поэтому для сохранения травостоя от разрушения при механизированной уборке урожая

ТАБЛИЦА 7

Прочность дернины культурного пастбища, кг/см²

Год использования травостоя	Фон осушения	Дата измерения											
		5 V	10 V	15 V	20 V	25 V	30 V	10 VI	20 VI	20 VII	20 VIII	20 IX	30 IX
Второй	Без осушения	—	—	4.2	3.2	5.2	5.6	12.5	18.7	55.0	78.2	40.4	12.9
	Разреженный дренаж	—	—	4.4	4.2	5.3	6.9	16.3	24.9	54.2	72.1	41.9	17.1
	Частый дренаж	—	—	6.2	7.1	12.1	16.2	22.8	26.1	54.9	70.9	42.1	24.7
Третий	Без осушения	3.2	5.1	6.2	5.4	6.2	11.2	19.6	27.1	69.7	86.9	20.6	9.2
	Разреженный дренаж	5.5	6.2	14.8	16.2	18.2	27.2	32.7	38.7	38.7	82.1	24.8	11.8
	Частый дренаж	12.0	16.7	28.5	26.0	29.5	32.9	36.1	39.5	67.8	81.9	26.1	20.1
	Вымочка (без растительности)	5.4	5.9	13.1	15.2	16.9	30.2	37.9	42.3	78.2	89.7	18.1	10.2

необходимо достаточно интенсивное дренирование почвы и формирование хорошо развитого травостоя.

На величину суммарной прочности дернины на минеральной почве большое влияние оказывает степень увлажнения последней. Если в периоды весеннего и осеннего обильного увлажнения почвы суммарное сопротивление дернины и почвы составляло 2—3 кг/см², то в летнее время, когда уровень почвенно-грунтовых вод опускается ниже глубины заложения дрен и влажность почвы снижается, сопротивление дернины и почвы проникновению плунжера плотномера достигало 50—90 кг/см² (табл. 7).

Таким образом, луговая растительность увеличивает суммарное сопротивление торфяной почвы и дернины, тогда как на минеральных, особенно на почвах тяжелого механического состава, растительность разрыхляет почву и снижает ее сопротивление расклиниванию. Подбором видового состава высеваемой травосмеси удается повысить прочность дернины сеяного луга и предотвратить ее разрушение при широком использовании сельскохозяйственных машин.

Выводы

1. Фитоценозы сеяных лугов, созданных посевом многолетних трав на осушенных низинных и переходных торфяных почвах, накапливают значительные запасы подземной фитомассы. В отличие от минеральных земель на осушенных торфяниках масса подземных органов (в пору максимального развития травостоя) всегда ниже запаса живой надземной фитомассы. С увеличением возраста сеяного луга накопление запасов органического вещества идет в основном за счет массы подземных органов. Посевы травосмесей превосходят одновидовые посевы злаковых трав по запасам подземной фитомассы.

2. Динамика запасов подземной фитомассы тесно связана с ходом нарастания травостоя, накопления и расходования запасных питательных веществ. На осушенных торфяных землях основная масса подземных органов сосредоточена в дернине на глубине 0—6 см. Умеренные дозы минеральных удобрений стимулируют рост подземной фитомассы, повышенные — угнетают. Регулирование водного режима почвы увеличивает не только урожайность сеяного луга, но и запас подземной фитомассы и насыщенность нижележащих горизонтов почвы корнями. С увеличением урожая темпы накопления массы корней относительно снижаются.

3. Прочность дернины сеяного луга на торфяной почве прямо зависит от запаса подземной фитомассы. Посев травосмесей повышает ее прочность на 3—6 кг/см².

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акимцева З. С. Глубина проникновения корней растений и ее связь с биологией вида // Вопросы ботаники, экологии и физиологии растений. Учен. зап. Перм. гос. пед. ин-та. Пермь, 1975. Т. 141. С. 82—90. — *Гуричева Н. П.*, *Демина О. М.*, *Козлова Г. И.* и др. Продуктивность луговых сообществ // Ресурсы биосферы. Итоги советских исследований по МБП. Л.: Наука, 1975. Вып. 1. С. 96—127. — *Дадыкин В. П.* Особенности поведения растений на холодных почвах. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 279 с. — *Демин А. П.* Подземная масса луговой растительности поймы р. Оки и воздействие на нее удобрений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 75, вып. 6. С. 79—85. — *Дмитриев А. М.* Луговодство с основами луговедения. М.: Сельхозгиз, 1948. 408 с. — *Зайкова В. А.* Динамика луговых сообществ. Л.: Наука, 1980. 218 с. — *Игнатенко И. В.*, *Кириллова В. П.*, *Понятовская В. М.* Динамика фитомассы мелкозлаково-разнотравного сообщества // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Л.: Наука, 1968. С. 73—78. — *Качинский Н. А.* Изучение физических свойств почвы и корневых систем растений. М.: Сельхозгиз, 1931. — *Клапп Э.* Сенокосы и пастбища. М.: Сельхозиздат, 1961. 613 с. — *Козлов Л. Г.* Влияние мелиоративных и агротехнических приемов на состав, структуру и продуктивность фитоценоза сеяного луга // Закономерности развития и взаимосвязей луговых биогеоценозов. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1977. С. 142—161. — *Красовская И. В.* Корневая система растений и рост ее в зависимости от внешних факторов // Тр. по прикл. ботан., ген., сел. 1925. Т. 6, вып. 5. — *Лапинскене Н. А.* Подземная часть травянистых растений и фитоценозов в Литов-

ской ССР. Вильнюс: Мокслас, 1986. 176 с. — *Макаревич В. Н.* Характеристика стационарных луговых участков // Продуктивность луговых сообществ. Л.: Наука, 1978. С. 11—71. — *Матвеева Е. П.* Луга советской Прибалтики. Л.: Наука, 1967. 335 с. — *Понятовская В. М.* Корневые системы важнейших кормовых злаков и бобовых Калининградской области // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1956. Вып. 10. С. 102—153. — *Работнов Т. А.* Луговедение. М.: Изд-во МГУ, 1974. 384 с. — *Работнов Т. А.* Современное состояние изученности луговых биогеоценозов в СССР // Современное состояние и перспективы развития биогеоценологических исследований. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1976. С. 46—62. — *Ромашов П. И., Ахламова Н. М.* Интенсивность дернового процесса и эффективность удобрений при длительном пользовании сенокосом // Сб. материалов XII Междунар. конгр. по луговодству. М.: Колос, 1977. С. 344—346. — *Смелов С. П.* Теоретические основы луговодства. М.: Сельхозиздат, 1962. 367 с. — *Станков Н. З.* Корневая система полевых культур. М.: Колос, 1964. 280 с. — *Томин Ю. А., Чепурнов А. Т.* Изучение развития корней сельскохозяйственных культур на торфянике радиоиндикаторным методом // Мелиорация в действии. Рязань: Изд-во ВНИИГиМ, 1975. С. 107—110. — *Тоомре Р. И.* Долголетние культурные пастбища. М.: Колос, 1966. 400 с. — *Шалыт М. С.* Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 205—433. — *Эрингис К. И.* Долголетние культурные пастбища Литвы, их удобрение и использование. Вильнюс: Изд-во АН ЛитССР, 1964. 502 с.

Институт биологии Карельского филиала АН СССР, Петрозаводск.

Получено 28 XI 1988.

УДК 581.11

С. Н. Шереметьев

О ФОРМЕ ДНЕВНЫХ РИТМОВ ЭЛЕМЕНТОВ ВОДНОГО РЕЖИМА РАСТЕНИЙ

S. N. SHEREMETIEV. ON A FORM OF DIURNAL RHYTHMS OF ELEMENTS OF WATER REGIME IN PLANTS

У 6 видов (*Stipa krylovii*, *Leymus chinensis*, *Artemisia frigida*, *Iris dichotoma*, *Pulsatilla turczaninovii*, *Potentilla tanacetifolia*) ковыльно-разнотравно-вострецового сообщества настоящей степи в восточной части МНР подробно изучена дневная динамика основных элементов водного режима (интенсивности транспирации, реального водного дефицита, оводненности листьев). Исследована связь (R) дневных колебаний каждого из этих показателей с динамикой освещенности, температуры и дефицита влажности воздуха. Величины этой связи не зависят от изменений экологической обстановки в течение вегетационного сезона и от возраста растений. Фурье-анализ показал, что наибольший вклад в форму дневных колебаний вносит 12-часовая гармоника. Между мощностью этой гармоники (D) и R существует довольно тесная связь. Почти во всех случаях прослеживаются периодические изменения D по градиенту влажности почвы. Сделано предположение, что форма дневных колебаний элементов водного режима является отражением активного приспособления физиологических процессов к изменяющимся факторам среды.

Вопросу о дневной динамике элементов водного режима растений в литературе уделяется большое внимание. Например, форма дневных колебаний интенсивности транспирации рядом исследователей связывается с экологической приуроченностью растений, уровнем увлажнения экотопа или (в более широком плане) со степенью оптимальности условий произрастания. Очевидно, что этот вопрос можно рассматривать с двух сторон, которые тесно взаимосвязаны друг с другом. С одной стороны, дневные колебания интересуют исследователей тем, что они в той или иной степени отражают ход основных метеофакторов (освещенности, температуры и влажности воздуха), свидетельствуя при этом об адаптационных возможностях растений. С другой стороны, многие авторы рассматривают собственно форму дневных колебаний как свидетельство того или иного состояния (напряженности или сбалансированности) водного режима в опре-

деленных условиях произрастания. Иными словами, подход к вопросу о характере дневных колебаний направлен на оценку состояния водного режима растений в конкретной экологической обстановке.

Здесь следует сказать о степени взаимосвязи этих двух сторон одного явления. Можно предположить, что форма дневных колебаний элементов водного режима во многом обусловлена функциональным состоянием всего растения, которое определяется многообразными физиологическими изменениями в ответ на изменения факторов среды. В таком случае степень зависимости дневных колебаний элементов водного режима от колебаний основных метеофакторов должна также, в конечном итоге, определяться функциональным состоянием растения как целого. Но нельзя исключить и обратного синхронизирующего влияния факторов среды на дневные ритмы элементов водного режима.

Рассмотрим некоторые литературные данные о зависимости дневных колебаний интенсивности транспирации (поскольку чаще всего именно этот показатель является предметом изучения данного вопроса) от дневного хода основных факторов среды. По данным Л. А. Иванова с соавторами (1953), зависимость интенсивности транспирации от температуры в большей степени проявляется в экотопах с высокой влажностью почвы. Ян Баочжень (Ян Бао-Чжень, 1960), изучая водный режим эдификаторов сухих степей Центрального Казахстана, установил, что дневная динамика интенсивности транспирации всех изученных видов зависит от многих экологических факторов, особенно влажности и температуры воздуха. К такому же выводу пришел Ж. Ж. Жатканбаев (1961), который изучал водный режим эдификаторов сообществ пустынных степей Центрального Казахстана. В. М. Свешникова (1962) показала высокую степень зависимости интенсивности транспирации от температуры у растений высокогорных пустынь Памира. Однако, по данным К. Р. Витко (1963), в гырнецовой дубраве не наблюдается четкой связи между дневным ходом транспирации у изученных видов и изменением метеорологических факторов, что, по ее мнению, обусловлено низким содержанием доступной влаги в почве. А. А. Горшкова (1970), изучая водный режим растений Забайкалья, пришла к выводу, что дневные колебания транспирации часто не согласуются с ходом метеорологических факторов, а определяются внутренней регулировкой отдачи воды растениями. Это, по мнению автора, свидетельствует о том, что степные растения (даже в сезоны с максимальным количеством осадков для данной местности) испытывают значительные затруднения в водоснабжении. В субальпийском и субнивальном поясах Большого Кавказа, по данным Г. Ш. Нахуцришвили (1972), обычно наблюдается корреляция между дневным ходом транспирации и факторов среды, хотя имели место и некоторые несоответствия. По мнению А. П. Савинкина (1973), связь между дневным ходом транспирации и метеофакторов зависит от условий увлажнения экотопа. При достаточном увлажнении эта связь выражается в параллельном ходе транспирации и метеофакторов; при недостаточном увлажнении, напротив, такая синхронность утрачивается. Л. Д. Копытова (1974) также указывает на то, что при недостаточном увлажнении дневные колебания транспирации у растений в степях Забайкалья часто не согласуются с изменениями метеорологических факторов. Л. Н. Алексеенко (1976) на основании собственных и литературных данных поддерживает мысль о том, что в условиях ограниченного водоснабжения корреляционная зависимость между интенсивностью транспирации и факторами среды ниже, чем при оптимальном водоснабжении. Г. Сабиров (1982), изучавший водный режим растений Устюрта, показал, что почти у всех видов при резко выраженном недостатке влаги в почве и воздухе нарушается связь дневного хода транспирации с метеорологическими факторами. Подводя итог этому краткому обзору, можно в общих чертах согласиться с мнением Т. К. Горышиной (1979), что при обильном и достаточном водоснабжении ход транспирации в целом следует дневным изменениям метеорологических факторов. При недостаточном водо-

снабжении эта связь нарушается, что может быть вызвано усилением внутренней регуляторной деятельности растений (Иванов и др., 1953; Горшкова, 1971; Нахуцришвили, 1972; Алексеенко, 1976).

Что касается формы дневных колебаний, то для растений гумидной зоны характерна, как правило, одновершинная кривая с максимумом в околополуденное время. У растений аридных районов обычно наблюдаются многовершинные кривые или кривые с максимумом в ранние утренние часы (подробный литературный обзор этих данных содержится в работах Свешниковой, 1962, 1979 и Алексеенко, 1976). Однако Алексеенко (1976) отмечает, что для луговых растений характерны самые разные формы кривых интенсивности транспирации. То же отмечает и Нахуцришвили (1972). В условиях гумидного климата Большого Кавказа у 23 % исследованных видов он наблюдал одновершинные, у 55 % — двух-, а у 22 % — трехвершинные кривые дневного хода транспирации. Сходные данные содержатся в работе Н. И. Тулашвили (1976).

На основании собственных, а также многочисленных литературных данных Нахуцришвили (1972) приходит к выводу, что нельзя определенно сказать, какого типа кривая транспирации характерна для различных климатических областей. Этот автор полагает, что двухвершинность и многовершинность кривых транспирации у изучавшихся им видов растений свидетельствует не о нарушении типичного хода транспирации, а об активном регулировании водного режима этими видами.

Некоторая неопределенность в обсуждении этих вопросов заставила нас в более широком объеме, чем это делалось ранее, применить количественные методы для исследования дневной динамики элементов водного режима растений. Была поставлена задача выяснить, от чего зависят: 1) положение акрофаз (время, в которое функция принимает максимальные значения) в дневных ритмах транспирации; 2) форма дневных колебаний транспирации, водного дефицита и оводненности листьев; 3) сила связи дневных ритмов этих элементов водного режима с факторами среды. Работу по изучению водного режима растений проводили в ковыльно-разнотравно-вострецовом сообществе настоящей степи в восточной части МНР. Объектами наблюдений были следующие виды: *Stipa krylovii*, *Leymus chinensis*, *Artemisia frigida*, *Iris dichotoma*, *Pulsatilla turczaninovii* и *Potentilla tanacetifolia*. Методика сбора материалов и характеристика условий произрастания более подробно описаны ранее (Шереметьев, Жаргалсайхан, 1989).

Для определения положения акрофаз в дневных ритмах транспирации был применен Косинор-анализ (Емельянов, 1976). Форма дневных колебаний исследована с помощью Фурье-анализа. Алгоритм и программа для реализации этого анализа на ЭВМ были заимствованы из работы Г. С. Розенберга (1985). Для анализа связей элементов водного режима с факторами среды был использован парный и множественный корреляционный анализ. Приведенные в работе коэффициенты корреляции достоверны на доверительном уровне $P=0.95$.

Результаты и обсуждение

Положение акрофаз в дневных ритмах транспирации, как показали наблюдения, зависит от факторов среды. У 2 из изученных нами видов (*Stipa krylovii* и *Leymus chinensis*) положение акрофаз контролируется в той или иной степени температурой воздуха. У остальных видов акрофазы дневных ритмов транспирации смещаются под воздействием дефицита влажности воздуха (рис. 1). Увеличение температуры или дефицита влажности воздуха приводит к смещению акрофаз на более поздние часы дня у *Stipa krylovii* (рис. 1, *а*), *Leymus chinensis* (рис. 1, *б*) и *Iris dichotoma* (рис. 1, *в*). *Stipa krylovii* имеет наибольшую (из этих 3 видов), но не очень тесную связь (коэффициент корреляции $r=0.635$) положения акрофаз с температурой воздуха. Зависимость положения акрофаз

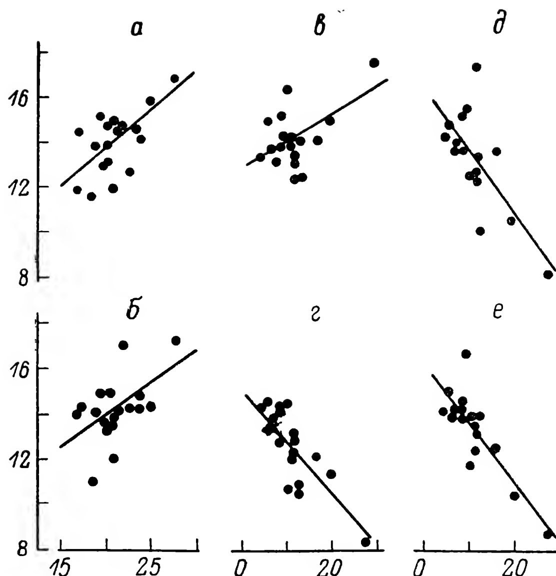


Рис. 1. Зависимость положения акрофаз в дневных ритмах транспирации от факторов среды у *Stipa krylovii* (*а*), *Leymus chinensis* (*б*), *Iris dichotoma* (*в*), *Artemisia frigida* (*г*), *Potentilla tanacetifolia* (*д*) и *Pulsatilla turczaninovii* (*е*).

По оси абсцисс: среднедневные величины температуры, °С (*а*, *б*) и дефицита влажности воздуха, мб (*в*—*е*); по оси ординат — акрофазы дневных ритмов транспирации, ч.

от факторов среды у *Leymus chinensis* ($r=0.524$) и *Iris dichotoma* ($r=0.520$) несколько слабее и носит скорее характер тенденции. Это может объясняться, по-видимому, тем, что у перечисленных видов имеются структурные адаптации к увеличению температуры и сухости воздуха. У *Stipa krylovii* это очень узкие, плотноскладывающиеся листья. Довольно широкие листья *Leymus chinensis* могут свертываться в тонкие, плотные трубки при усилении сухости воздуха, что эффективно регулирует транспирирующую поверхность растений. *Iris dichotoma* имеет большой объем водозапасающей паренхимы, что, вероятно, делает растения этого вида более независимыми от колебаний факторов среды.

Перечисленных структурных особенностей лишены или имеют в гораздо меньшей степени 3 других вида: *Artemisia frigida* (рис. 1, *г*), *Potentilla tanacetifolia* (рис. 1, *д*) и *Pulsatilla turczaninovii* (рис. 1, *е*). Для этих видов характерна более тесная зависимость положения акрофаз в дневных ритмах транспирации от такого фактора среды, как дефицит влажности воздуха (коэффициенты корреляции равны соответственно —0.805, —0.729, —0.833). Также существенным обстоятельством является то, что усиление сухости воздуха вызывает смещение акрофаз дневных ритмов транспирации у данных растений на ранние утренние часы. Подобные факты часто отмечаются исследователями в аридных и крайнеаридных условиях произрастания (см.: Свешникова, 1979).

Форма дневных колебаний элементов водного режима понимается здесь как результат суперпозиции гармоник с теми или иными периодами (в данном случае с периодами 12, 6, 4, 3, 2.4 и 2 ч). Преобладание в дневных ритмах элементов водного режима гармоники с каким-либо из указанных периодов и определяет форму дневных колебаний. Для примера на рис. 2 показано, как величина доли дисперсии гармоники с тем или иным периодом (в дальнейшем — мощность гармоники) в дисперсии исходного ряда влияет на форму дневных колебаний. Бо́льшая по сравнению с другими мощность 12-часовой гармоники ($D_{12}=78$ %) определяет куполообразную форму дневного ритма транспирации *Stipa krylovii* (рис. 2, *а*). Увеличение мощности 6-часовой гармоники ($D_6=$

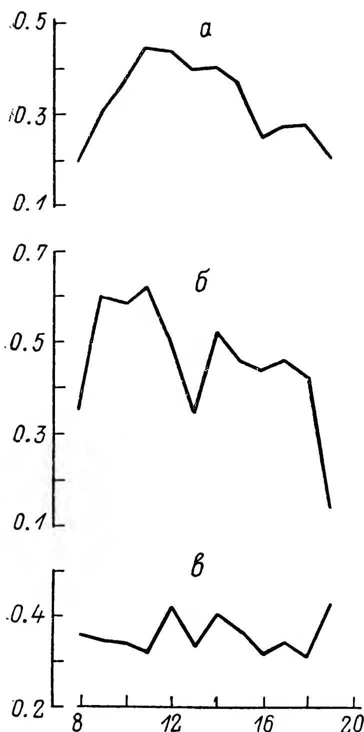


Рис. 2. Зависимость формы дневных колебаний интенсивности транспирации *Stipa krylovii* от мощности 12-, 6-, 4-, 3-, 2.4- и 2-часовых гармоник.

а — 12-часовая гармоника имеет наибольшую мощность (D_{12}=77.9 %, 9 VIII 1985); *б* — 6-часовая гармоника имеет наибольшую мощность, несколько меньшую — 12- и 3-часовые гармоники (D_6=40.9 %, D_{12}=23.4 %, D_3=17.7 %, 9 VII 1984); *в* — наибольшую мощность имеет гармоника с периодом 2.4 часа ($D_{2,4}$=52.0 %, D_6=24.8 %, D_{12}=2.1 %, 13 VIII 1985). По оси абсцисс — часы суток; по оси ординат — интенсивность транспирации, г/г·ч.

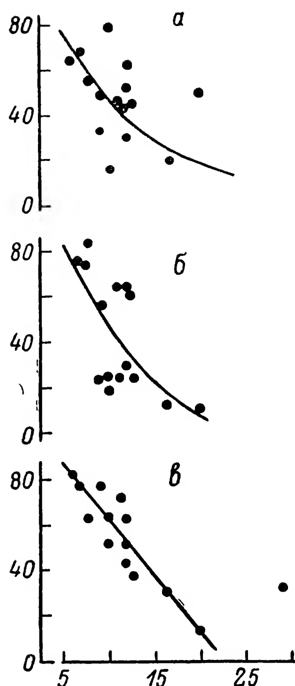


Рис. 3. Изменения мощности 12-часовой гармоники транспирации *Leymus chinensis* (*а*), *Artemisia frigida* (*б*) и *Potentilla tanacetifolia* (*в*) в связи с изменениями влажности воздуха.

По оси абсцисс — дефицит влажности воздуха, мб; по оси ординат — мощность 12-часовой гармоники, %.

=40.9 %; D_{12}=23.4 %) придает дневному ходу транспирации вид кривой с двумя максимумами и дневным снижением интенсивности процесса (рис. 2, *б*). «Пульсирующая» кривая или кривая с несколькими максимумами в дневном ходе процесса вызвана преобладанием гармоники с периодом 2.4 часа (рис. 2, *в*; $D_{2.4}$=52 %; D_6=24.8 %; D_{12}=2.1 %). Наличие в дневных ритмах элементов водного режима гармоник с периодами меньше 12 ч (не связанных явно с периодичностью факторов среды) обусловлено, возможно, внутренними (эндогенными) ритмами физиологических и биохимических процессов.

Расчеты показали, что основной вклад в формирование дневных ритмов элементов водного режима растений вносит 12-часовая гармоника. Поэтому мы исследовали сезонную динамику мощности именно этой гармоники.

Из литературных данных, приведенных выше, следует, что форма дневных колебаний (а стало быть, и мощность 12-часовой гармоники) должна изменяться определенным образом при изменении условий произрастания. Однако, по нашим данным, влияние факторов среды на сезонную динамику мощности 12-часовой гармоники проявляется весьма неоднозначно. В некоторых случаях уда-

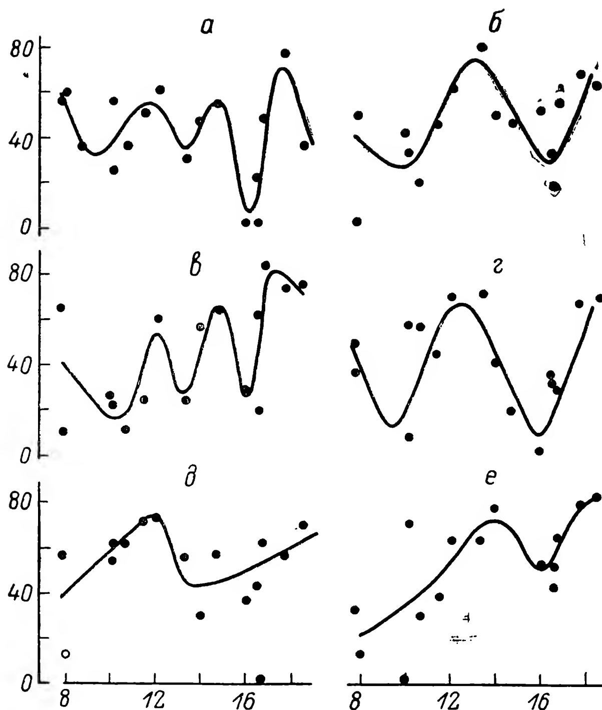


Рис. 4. Изменения мощности 12-часовой гармоники в дневных ритмах транспирации *Stipa krylovii* (*а*), *Leymus chinensis* (*б*), *Artemisia frigida* (*в*), *Iris dichotoma* (*г*), *Pulsatilla turczaninovii* (*д*), *Potentilla tanacetifolia* (*е*) в связи с изменениями влажности почвы.

По оси абсцисс — влажность почвы, %; по оси ординат — мощность 12-часовой гармоники, %.

ется выявить более или менее простые зависимости формы дневных ритмов транспирации от дефицита влажности воздуха. Так, у *Leymus chinensis* мощность 12-часовой гармоники в дневном ритме транспирации увеличивается с увеличением влажности воздуха (рис. 3, *а*). Такая же картина наблюдается у *Artemisia frigida* (рис. 3, *б*) и *Potentilla tanacetifolia* (рис. 3, *в*). Однако у двух последних видов эта зависимость прослеживается только при величинах дефицита влажности воздуха меньше 20 мб. При увеличении этого показателя до 30 мб происходит как бы сбой ритма и резкое увеличение мощности 12-часовой гармоники транспирации, что в большей степени относится к *Artemisia frigida* (рис. 3, *б*).

Изменения мощности 12-часовой гармоники дневных ритмов транспирации и реального водного дефицита при изменениях влажности почвы у всех изученных видов имеют почти периодический характер (рис. 4, 5). Такая же динамика наблюдается и для формы дневных ритмов оводненности листьев. Изменения температуры воздуха также сопровождаются периодическими изменениями мощности 12-часовой гармоники в дневных ритмах транспирации (рис. 6) и водного дефицита (рис. 7). Создается впечатление, что не факторы среды влияют на форму дневных колебаний, а сами растения активно регулируют свои физиологические процессы, приспосабливаясь к изменяющимся условиям произрастания. Полученные данные помогают объяснить, почему одна и та же форма дневных колебаний элементов водного режима наблюдается в разных условиях произрастания и разные формы дневных ритмов — в более или менее сходных условиях. Если верно, что форма дневных ритмов отражает какие-то внутренние регуляторные процессы, то становится понятным, что про-

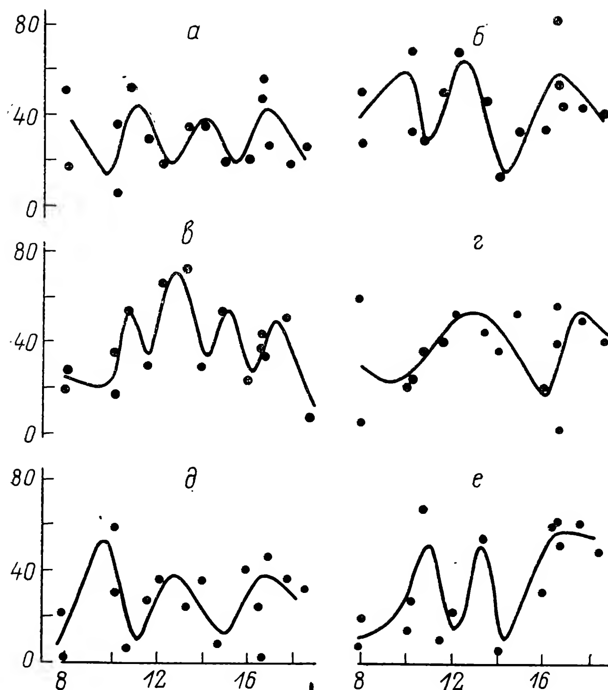


Рис. 5. Изменения мощности 12-часовой гармоники в дневных ритмах реального водного дефицита *Stipa krylovii* (*а*), *Leymus chinensis* (*б*), *Pulsatilla turczaninovii* (*в*), *Artemisia frigida* (*г*), *Iris dichotoma* (*д*), *Potentilla tanacetifolia* (*е*) в связи с изменениями влажности почвы.

По оси абсцисс — влажность почвы, %; по оси ординат — мощность 12-часовой гармоники, %.

явление той или иной их формы для наблюдателя (но не для растения) — явление случайное, не связанное какой-либо однозначной и достаточно простой зависимостью с изменениями экологической обстановки.

Сила связи дневных ритмов транспирации, реального водного дефицита и содержания воды в листьях растений с дневными колебаниями факторов среды (освещенности, температуры и дефицита влажности воздуха), как правило, довольно высока. Коэффициенты множественной корреляции (*R*) находятся

Коэффициенты корреляции между зависимостью элементов водного режима от факторов среды (*R*) и мощностью 12-часовой гармоники (*D*) в дневных ритмах этих элементов

Показатели	Виды					
	Stipa krylovii	*Leymus chinensis*	*Artemisia frigida*	*Iris dichotoma*	*Pulsatilla turczaninovii*	*Potentilla tanacetifolia*
$R_{ИТ}—D_{ИТ}$	0.768	0.729	0.802	0.635	0.849	0.799
$R_{РВД}—D_{РВД}$	0.536	—	0.712	0.783	—	0.728
$R_{СВ}—D_{СВ}$	0.553	0.598	0.740	0.536	0.844	—

Примечание. $R_{ИТ}—D_{ИТ}$ — связь между коэффициентами множественной корреляции дневных колебаний интенсивности транспирации и мощностью 12-часовой гармоники транспирации; $R_{РВД}—D_{РВД}$, $R_{СВ}—D_{СВ}$ — то же для реального водного дефицита и содержания воды в листьях соответственно; прочерк означает отсутствие статистически достоверной связи на доверительном уровне $P=0.95$.

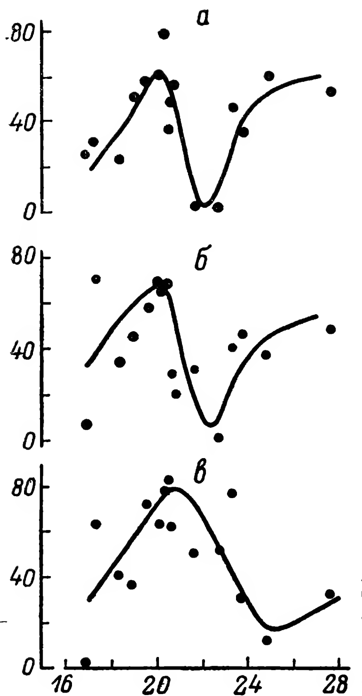


Рис. 6. Изменения мощности 12-часовой гармоники в дневных ритмах транспирации *Stipa krylovii* (*а*), *Iris dichotoma* (*б*), *Potentilla tanacetifolia* (*в*) в связи с изменениями температуры воздуха.

По оси абсцисс — среднедневная температура воздуха, °C; по оси ординат — мощность 12-часовой гармоники, %.

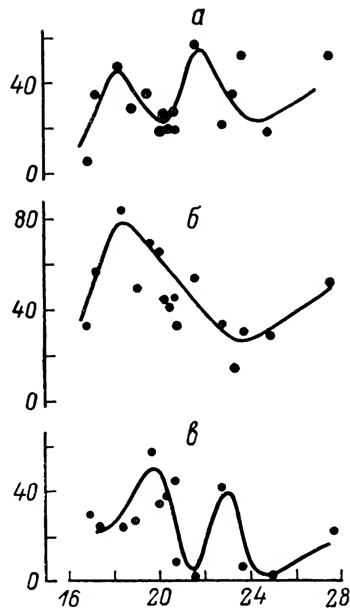


Рис. 7. Изменения мощности 12-часовой гармоники в дневных ритмах реального водного дефицита *Stipa krylovii* (*а*), *Leymus chinensis* (*б*) и *Iris dichotoma* (*в*) в связи с изменениями температуры воздуха.

По оси абсцисс — среднедневная температура воздуха, °C; по оси ординат — мощность 12-часовой гармоники, %.

в пределах 0.5—0.9. Анализ показал, что сезонная динамика R не связана с изменениями условий произрастания и возрастом растений.

Вместе с тем сравнение сезонной динамики коэффициентов множественной корреляции (R) и сезонной динамики мощности 12-часовых гармоник (D) дневных ритмов транспирации, водного дефицита и оводненности листьев показало, что между ними почти во всех случаях существует довольно тесная статистическая связь (см. таблицу). Эта связь всегда положительна и свидетельствует о том, что форма дневных колебаний элементов водного режима оказывает существенное влияние на силу их связи с факторами среды, т. е. чем больший вклад в формирование дневных ритмов вносит 12-часовая гармоника, тем сильнее зависимость изменений показателей водного режима от факторов среды.

Таким образом, обобщая изложенные выше факты, можно предположить, что разнообразие форм дневных колебаний элементов водного режима является отражением внутренних регуляторных процессов у растений, в результате чего соответствующим образом изменяется сила связи этих элементов с факторами среды. Одной из причин, вызывающих ту или иную реакцию растений на изменения экологической обстановки, может быть смещение акрофаз дневных ритмов транспирации под воздействием факторов среды.

Автор благодарен Н. Н. Измайловой за конструктивную критику.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеенко Л. Н. Водный режим луговых растений в связи с условиями среды. Л.: Изд-во ЛГУ, 1976. 198 с. — *Витко К. Р.* Экологическая характеристика гырнецовой дубравы в южной Молдавии: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Кишинев, 1963. 18 с. — *Горшкова А. А.* Эколого-морфологические особенности и водный режим степных растений Забайкалья: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Новосибирск, 1970. 57 с. — *Горшкова А. А.* Экология водного режима степных растений Забайкалья // Экология флоры Забайкалья. Иркутск: Изд-во СО АН СССР, 1971. С. 5—113. — *Горышина Т. К.* Экология растений. М.: Высш. шк., 1979. 368 с. — *Емельянов И. П.* Формы колебаний в биоритмологии. Новосибирск: Наука, 1976. 127 с. — *Жатканбаев Ж. Ж.* Транспирация и расход воды растениями — эдификаторами основных сообществ в пустынных степях Центрального Казахстана: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1961. 17 с. — *Иванов Л. А., Силина А. А., Цельникер Ю. Л.* О транспирации полезащитных пород в условиях Деркульской степи // Бот. журн. 1953. Т. 38, № 2. С. 167—184. — *Копытова Л. Д.* Запас воды в степных сообществах Забайкалья и ее расход на транспирацию: Автореф. дис. . . .канд. биол. наук. Иркутск, 1974. 22 с. — *Нахуцришвили Г. Ш.* Экология высокогорных травянистых растений и фитоценозов Центрального Кавказа: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Тбилиси, 1972. 52 с. — *Розенберг Г. С.* Анализ структуры и динамики сложных систем на ЭВМ (с примерами из фитоценологии). Уфа: Изд-во Башк. фил. АН СССР, 1985. 81 с. — *Сабиров Г.* Биолого-экологические особенности и водный режим основных кормовых растений Устюрта: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Ташкент, 1982. 19 с. — *Савинкин А. П.* Водный режим пустынных пастбищ и богарных посевов в подзоне бурых почв Казахстана: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Алма-Ата, 1973. 28 с. — *Свешникова В. М.* Водный режим растений и почв высокогорных пустынь Памира. Душанбе: Изд-во АН ТаджССР, 1962. 247 с. — *Свешникова В. М.* Доминанты казахстанских степей (эколого-физиологическая характеристика). Л.: Наука, 1979. 192 с. — *Тулашвили Н. И.* Водный режим некоторых высокогорных растений Центрального Кавказа в разных экологических условиях: Автореф. дис. . . .канд. биол. наук. Тбилиси, 1976. 25 с. — *Шереметьев С. Н., Жаргалсайхан Л.* Водный режим и надземная фитомасса *Stipa krylovii* (*Poaceae*) в восточной части МНР // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 6. С. 856—866. — *Ян Бао-Чжень.* Экология и водный режим некоторых сообществ и их эдификаторов сухих степей Центрального Казахстана: Автореф. дис. . . .канд. биол. наук. Л., 1960. 22 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 3 V 1989.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.26

А. И. Моисеева, Т. Л. Невретдинова

НОВЫЕ СЕМЕЙСТВО И РОД ПРЕСНОВОДНЫХ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (*BACILLARIOPHYTA*)

A. I. MOYISEEVA, T. L. NEVRETDINOVA. THE NEW FAMILY AND GENUS OF FRESH WATER DIATOM ALGAE (*BACILLARIOPHYTA*)

Описано новое сем. *Aulacosiraceae*, включающее два рода, из которых один род — *Alveolophora* — является новым. Он представлен четырьмя видами, ранее относимыми к роду *Aulacosira*. Основным признаком нового рода является наличие камер-альвеол, псевдоальвеол и псевдосепт.

Род *Aulacosira* Thw. был выделен G. Thwaites (1848) из рода *Melosira* Ag., позднее он снова был объединен с родом *Melosira* (Hustedt, 1930) и лишь сравнительно недавно вновь восстановлен (Simonsen, 1979).

Таксономическая самостоятельность рода *Aulacosira* получила в настоящее время достаточно широкое признание: к нему отнесено более 50 видов, проводится изучение их морфологии с помощью электронной микроскопии (ЭМ), продолжается дальнейшая ревизия систематического положения видов, оставшихся в объеме рода *Melosira* Ag. s. str. (Simonsen, 1979; Crawford, 1981; Моисеева, 1981, 1986).

Сравнительно-морфологическое изучение современных и вымерших пресноводных видов, относимых к *Melosira*, выявленные особенности их ультраструктуры и анализ эволюционной направленности в развитии позволили в последние годы не только пополнить новыми представителями род *Aulacosira*, но и обосновать принадлежность некоторых пресноводных видов к роду *Paralia* Heib. (Моисеева, 1986; Моисеева, Генкал, 1987).

Из трех родов, выделенных в качестве самостоятельных из рода *Melosira* Ag. s. l. — *Paralia* Heib., *Melosira* Ag. s. str., *Aulacosira* Thw. — только последний объединяет виды исключительно пресноводного происхождения, два других рода включают представителей различной экологической принадлежности.

Виды рода *Aulacosira* достаточно четко обособлены и по морфологическим признакам. С помощью ЭМ у них установлен целый ряд отличительных особенностей в строении и расположении на створке пороидных ареол, кольцевидной диафрагмы, двугубых выростов, соединительных шипов и т. д. Данную группу видов отличает наличие на створке специфических образований в виде шейки, кольцевой борозды и кольцевидной диафрагмы, а также своеобразный способ соединения клеток в колонии с помощью соединительных шипов различной формы.

R. Simonsen (1979) предлагает относить род *Aulacosira* к сем. *Thalassiosiraceae*, однако с этим трудно согласиться, поскольку этот род лишен таких основных признаков семейства, как кольцо выростов с опорами, типичные локулярные ареолы с велумом на внутренней поверхности створки, замкнутые выросты,

постоянные поясковые ободки, соединение клеток в колонии с помощью слизистых тяжей или выростов с опорами.

Как видно из всего сказанного, морфологические признаки видов рода *Aulacosira* свидетельствуют о достаточно высокой степени их своеобразия и подтверждают высказанное нами ранее предположение о возможности выделения этой группы видов в самостоятельное семейство (Моисеева, 1986).

Недавно проведенное с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) исследование видов *Aulacosira jouseana* (Moiss.) Moiss. и *A. areolata* (Moiss.) Moiss. показало, что наряду с признаками, свойственными представителям данного рода (способ соединения клеток в колонии, наличие шейки, кольцевой борозды и кольцевидной диафрагмы), эти виды обладают настолько существенными отличительными чертами, что их целесообразно выделить в новый род *Alveolophora*.

Ниже приводится описание нового семейства и включаемого в него нового рода.

Aulacosiraceae Moiss. fam. nov.

Cellulae spinis ligantibus in colonias filiformes conjunctae. Frustula cylindrica cingulo praedita vel eo destituta. Valvae lepto- et pachydermaticae, rotundae, ovales vel triangulari-ovales, partibus centrali ac peripherica structura aequalibus vel diversis. Areolae poroides velo in stratum basale immerso vel exteriore, vel pori interdum adsunt. Valvae parte frontali areolis porisve irregularibus vel tantum marginalibus, rarius areolis radialiter vel tangentaliter seriatis vel rete continuum formantibus praeditae, parte peripherica limbo incluso areolis conformibus vel poris vel alveolis, pseudoalveolis et pseudoseptis donatae, ad limbi marginem collo, sulco anulari ac diaphragmate anulari praeditae. Rimoportulae facie valvae interiore tubulos breves vel tubercula minuta, fissura praedita praebentes, anulatim ad limitem diaphragmatis anularis vel basi alveolorum, pseudoalveolorum vel in septis eorum sitae. Spinae ligantes difformes.

Typus familiae: genus *Aulacosira* Thw.

Клетки соединены в плотные нитевидные колонии с помощью шипов. Панцирь от высоко- до низкоцилиндрического, с поясковым ободком, возникающим обычно только в период вегетативного деления клеток, или без него; иногда с прозрачным чехлом в виде ободка, сквозь который просвечивает структура загиба. Створки тонко- или толстостенные, прямые или согнутые по центральной оси, круглые, слегка овальные, треугольно-овальные, треугольные с широко закругленными углами, плоские, выпуклые или вогнутые, иногда с загиба слегка трапециевидные. Центральная и периферическая части створки с одинаковой или различной структурой. Ареолы пороидные с велумом, погруженным в толщу базального слоя или на наружной поверхности створки, иногда имеются поры. На лицевой части створки ареолы и поры расположены беспорядочно или только по краю, реже в тангенциальных рядах или образуют плотную сеть. Периферическая часть створки с такой же структурой или с камерами-альвеолами, или с псевдосептами и псевдоальвеолами. Загиб створки большей частью высокий, с ареолами, расположенными в продольных прямых, наклонных, спиральных или поперечных рядах, или с прямыми, иногда слегка наклонными рядами пор, чередующимися с продольными ребровидными утолщениями межальвеолярных перегородок или краев псевдосепт. У края загиба имеется шейка и кольцевая борозда, часто невыраженная на наружной поверхности. От основания кольцевой борозды в полость створки вдается широкая или узкая кольцевидная диафрагма, гладкая или с 4—5 сквозными круглыми перфорациями, иногда по наружному краю тонкоребристая. Двугубые выросты в виде коротких трубок или небольших бугорков со щелью, расположены по кольцу на внутренней поверхности загиба по границе с кольцевидной диафрагмой или в основании камер-альвеол, псевдоальвеол или на их перегородках,

иногда отсутствуют (?). На границе лицевой части и загиба створки имеются разной формы соединительные шипы. У отдельных видов в колониях наблюдаются особые «пограничные» (Hustedt, 1930) или «разделительные» (Florin, 1970; Crawford, 1979) створки, снабженные разделительными шипами — это створки соседних панцирей с длинными, относительно грубыми заостренными шипами и с пазами на поверхности загиба, в которые заходят шипы смежных створок; на таких участках слишком длинные колонии могут распадаться на более короткие. Известны ауксоспоры и споры.

Поздний эоцен (?) — ныне.

Тип семейства: род *Aulacosira* Thw.

В состав семейства помимо типового хорошо известного рода *Aulacosira*, объединяющего многочисленные виды, включен новый род *Alveolophora* с четырьмя видами.

Alveolophora Moiss. et Nevret. gen. nov.

Valvae rotundae vel triangulari-ovales, partibus centrali ac peripherica diversis. Areolae poroides velo exteriore praeditae, facie frontali rete continuum formantes vel irregulariter dispositae, vel interdum pori adsunt. Alveoli vel pseudoalveoli et pseudosepta in parte valvae peripherica siti sunt. Alveoli foramine orbiculari vel elongato, pseudoalveoli in cavum valvae omnino aperti. Rimoportulae facie valvae interiore sitae, tubulos breves vel tubercula fissura praedita praebentes, basi alveolorum et pseudoalveolorum vel in septis eorum anulatim sitae.

Typus generis: **Alveolophora areolata (Moiss.) Moiss. comb. nov.** (*Melosira areolata* Moiss.).

Панцирь более или менее низкоцилиндрический, иногда с прозрачным чехлом. Створки толстостенные, круглые, треугольно-овальные или треугольные с широко закругленными углами, плоские. Центральная и периферическая части створки с разной структурой. Пороидные ареолы с наружным велумом образуют на лицевой части створки сплошную сеть или расположены рыхло и неравномерно, иногда центр бесструктурный или с беспорядочно расположенными порами. В периферической части створки имеются простые или сложные камеры-альвеолы или псевдоальвеолы и псевдосепты. Наружная поверхность их с короткими радиальными рядами пор на лицевой части створки и с продольными прямыми или слегка наклонными рядами на загибе; ряды пор перемежаются с ребровидно утолщенными краями межальвеолярных перегородок и псевдосепт. С внутренней поверхности створки — камеры-альвеолы с круглым или округло-удлиненным отверстием или имеются псевдосепты, служащие перегородками псевдоальвеол. Шейка более или менее низкая, бесструктурная или по самому краю тонкоребристая. Кольцевая борозда на наружной поверхности обычно не выражена. Кольцевидная диафрагма большей частью узкая, в виде слегка вогнутого в плоскости кольца. Двугубые выросты, в виде коротких трубок или небольших бугорков со щелью, расположены с внутренней поверхности створки по кольцу в основании камер-альвеол, псевдоальвеол или на их перегородках, иногда отсутствуют (?). Соединительные шипы разной формы.

Род включает четыре вымерших пресноводных планктонных вида.

Тип рода: *A. areolata* (Moiss.) Moiss.

Как видно из приведенного диагноза, одним из основных признаков данного рода является наличие в периферической части створки камер-альвеол или псевдосепт и псевдоальвеол. Последний термин в диатомологию вводится впервые. В отличие от типичных альвеол (или камер-альвеол), представляющих собой с внутренней поверхности створки настоящие камеры с различной формы отверстием, псевдоальвеолы лишены подобного отверстия и полностью от-

крыты в полость клетки, а боковыми перегородками для них являются псевдосепты, плоской или слегка изогнутой формы.

A. jouseana (Moiss.) Moiss. comb. nov. — *Melosira jouseana* Moiss., Моисеева, 1971 : 24, табл. 1, фиг. 1—10, табл. 13, фиг. 7—11. — *Aulacosira jouseana* (Moiss.) Moiss., Моисеева, 1981 : 126; 1986 : 71.

Створки круглые, 14—30 мкм в диам., с псевдоальвеолами и псевдосептами в периферической части. По краю лицевой части створки поры в более или менее правильных радиальных рядах, 8—10 в 10 мкм, перемежающихся с узкими ребровидными утолщениями краев плоских или слегка изогнутых псевдосепт, 3—4 в 10 мкм; центр с беспорядочно расположенными порами или бесструктурный. Загиб створки 4—10 мкм выс., с прямыми или слегка наклонными рядами таких же, как на лицевой части створки, пор и ребровидных утолщений, 8—10 рядов в 10 мкм. Шейка низкая, по самому краю тонкоребристая. Кольцевидная диафрагма неширокая. Двугубые выросты (?) на внутренней поверхности створки в виде небольших бугорков со щелью, расположенных по кольцу в основании псевдоальвеол или на их перегородках. Соединительные шипы короткие, слегка расширенные на концах (табл. I, *1—10*).

Ранний—средний миоцен — Забайкалье (джилиндинская свита), Приморский край (кизинская свита). Находки в позднем миоцене Камчатки (эрмановская свита) требуют уточнения.

Вид по морфологии створок обнаруживает сходство с формой из миоценовых отложений штата Айдахо в США, приведенной в литературе под названием *Melosira* sp. aff. *M. jouseana* Moiss. или *Aulacosira* sp. cf. *M. jouseana* Moiss. (Bradbury, Krebs, 1982; Bradbury, 1988). Однако для установления степени их родства необходимо продолжить начатое с применением ЭМ изучение ультраструктуры створок и панциря этой формы и дать ее детальное описание.

A. antiqua (Moiss.) Moiss. comb. nov. — *Melosira antiqua* Moiss., Жузе, 1963, рис. 12, 7а—г; Juse, 1966, tab. 1, fig. 1, 2, tab. 2, fig. 1, 2. — *Aulacosira antiqua* (Moiss.) Moiss., Моисеева, 1986 : 71.

Створки треугольно-овальные и треугольные с широко закругленными углами, длина стороны 8—40 мкм. По краю лицевой части створки поры в коротких радиальных рядах, 7—9 в 10 мкм, перемежающихся с короткими ребровидными прямыми или слегка изогнутыми утолщениями, расположенными через каждые 2—4 ряда пор; центр бесструктурный, мелкобугорчатый. Загиб створки 4—8 мкм выс., с продольными прямыми рядами пор, 7—9 в 10 мкм, с такими же, как на лицевой части створки, ребровидными утолщениями. Шейка низкая, бесструктурная. Кольцевидная диафрагма от узкой до довольно широкой (преимущественно у мелких экземпляров) с тонкими разной длины ребрышками по внешнему краю. Соединительные шипы очень мелкие (табл. I, *11—16*).

Ранний—средний миоцен — Забайкалье, Витимское нагорье.

По характеру структуры лицевой части створки и загиба при изучении в световом микроскопе вид очень сходен с *Alveolophora jouseana* (Moiss.) Moiss., заметно отличаясь в основном формой створок. Однако отсутствие пока данных ЭМ по ультраструктуре *A. antiqua* позволяет говорить о близости этих видов лишь условно.

A. areolata (Moiss.) Moiss. comb. nov. — *Melosira areolata* Moiss. ex parte Моисеева, 1971 : 22, табл. 1, фиг. 12, 13, 16 (?), табл. 13, фиг. 3, 4. — *Aulacosira areolata* (Moiss.) Moiss., Моисеева, 1981 : 26; 1986 : 71.

Створки круглые, 10—30 мкм в диам. Центр створки с беспорядочно и рыхло расположенными порами, 3—6 в 10 мкм или бесструктурный, по краю — камеры-альвеолы с радиальными рядами пор на наружной поверхности, образующих между альвеолярными перегородками короткие пучки, состоящие из 3—5 рядов, переходящих на загибе в продольные и прямые; камеры-альвеолы простые, 2.5—3 в 10 мкм с большим округлым отверстием. Загиб створки 6—

9 мкм выс. Шейка низкая, по краю тонкоребристая. Кольцевидная диафрагма неширокая. Двугубые выросты не обнаружены. Соединительные шипы короткие, лопатковидно расширенные (табл. II, *1—6*).

Олигоцен (?)—ранний миоцен — Пенжинская губа; средний и поздний миоцен — Приморский край (верхняя часть приханкайского горизонта и усть-суйфунская свита).

A. bifaria Nevret. et Moiss. sp. nov. — *Melosira areolata* Moiss. ex parte Моисеева, 1971 : 22, табл. 1, фиг. 11, 14, 17, табл. 13, фиг. 1, 2, 5.

Створки круглые, 10—50 мкм в диам. Центр створки с округло-полигональными ареолами, образующими плотную сеть или расположенными рыхло, с велумом из 4—8 звездчато ориентированных мелких пор. По краю створки камеры-альвеолы, 5 в 10 мкм, с рядами пор, сгруппированных на наружной поверхности лицевой части створки и загиба по два ряда между соседними межальвеолярными перегородками. Камеры-альвеолы сложные, с отверстием удлиненной формы и поперечными перегородками. Загиб створки 5—16 мкм выс. Шейка более или менее низкая, бесструктурная или по самому краю тонкоребристая. Кольцевидная диафрагма неширокая. Двугубые выросты на внутренней поверхности створки в виде коротких трубок расположены по кольцу в основании камер-альвеол. Соединительные шипы короткие, лопатковидно расширенные, находятся на межальвеолярных перегородках по границе загиба и лицевой части створки (табл. II, *7—15*).

Т и п: СССР, Пенжинская губа, континентальные верхнеэоценовые (?)—нижнемиоценовые отложения шестаковской толщи. Колл. Т. Л. Невретдиновой.

При просмотре массового количества экземпляров этого вида в колониях иногда наблюдались створки с сильно окремненной лицевой частью и лишь единичными прикраевыми порами на ней (табл. II, *12*, *15*), что рассматривается нами как вторичное явление экологического порядка и не включается в диагностические признаки вида.

В новой системе диатомовых водорослей, принятой в руководстве «Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные» (1988, т. II, вып. 1), описанное новое семейство рассматривается пока в составе порядка *Melosirales*, однако следует заметить, что своеобразная морфология панциря и створок диатомей этого семейства существенно отличает их от представителей двух других семейств, входящих в упомянутый порядок.

Авторы выражают искреннюю признательность И. В. Макаровой за ценные советы при описании новых таксонов и Г. К. Хурсевич за большую помощь при съемке диатомей с помощью СЭМ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные. Л.: Наука, 1988. Т. 2, вып. 1. 116 с. — *Жузе А. П.* Тип *Bacillariophyta*. Диатомовые водоросли. Класс *Centricae*. Центрические // Основы палеонтологии. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 55—121. — *Моисеева А. И.* Атлас неогеновых диатомовых водорослей Приморского края. Л.: Недра, 1971. 152 с. — *Моисеева А. И.* Ревизия систематического положения пресноводных видов рода *Melosira* Ag. s. l. (*Bacillariophyta*) // Систематика, эволюция, экология водорослей и их значение в практике геологических исследований: Тез. докл. II Всесоюз. палеоальголог. совещ. Киев: Наук. думка, 1981. С. 124—126. — *Моисеева А. И.* Ревизия систематического положения пресноводных видов рода *Melosira* Ag. s. l. (*Bacillariophyta*) // Актуальные вопросы современной палеоальгологии. Киев: Наук. думка, 1986. С. 70—73. — *Моисеева А. И.*, *Генкал С. И.* О пресноводных видах рода *Paralia* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 11. С. 1500—1504. — *Bradbury J. P.* Fossil diatoms and Neogen paleolimnology // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1988. Vol. 62. P. 299—316. — *Bradbury J. P.*, *Krebs W. N.* Neogene and Quaternary lacustrine diatoms of the western Snake River Basin Idaho—Oregon, USA // Acta Geol., Akad. Sci. Hungar, 1982. Vol. 25 (1—2). P. 97—122. — *Crawford R. M.* Filament formation in the genera *Melosira C. A.* Agardt und *Paralia* Heiberg. // Beih. Nova Hedwigia. 1979. Hf 64. S. 121—133. — *Crawford R. M.* The diatom genus *Aulacosira* Thwaites: its structure and taxonomy // Phycologia. 1981. Vol. 20, N 2. P. 174—192. — *Florin M. B.* The fine structure of

some pelagic fresh-water diatom species under the scanning electron microscope. 1 // Sven. Botan. Tidskr. 1970. Bd 64, Hf 1. S. 51—64. — *Hustedt F.* Die Kieselalgen. Tl. 1 // Rabenhorst's Kryptogamen — Flora Deutschland, Österreichs und Schweiz. 1930. Bd 7. 920 S. — *Juse A.* Diatomeen in Seesedimenten // Arch. Hydrobiol. Beih. 1966. Hf 4. S. 1—32. — *Simonsen R.* The diatom system: ideas on phylogeny // Bacillaria. 1979. Vol. 2. P. 9—71. — *Thwaites G. H.* Further observations on the diatomaceae; with descriptions of new genera and species // Ann. Mag. Natur. Hist. 1848. Vol. 1. P. 161—172.

Всесоюзный научно-исследовательский геологический институт им. А. П. Карпинского, Ленинград.

Поступило 11 IV 1989.

УДК 582.26

З. И. Глезер, А. И. Моисеева, И. В. Макарова

НОВЫЕ ТАКСОНЫ КЛАССА *CENTROPHYCEAE* (*BACILLARIOPHYTA*)

Z. I. GLESER, A. I. MOYISEEVA, I. V. MAKAROVA. NEW TAXA OF THE CLASS *CENTROPHYCEAE* (*BACILLARIOPHYTA*)

Описываются в классе *Centrophyceae* 3 новых порядка и 4 секции рода *Paralia*, самостоятельность которых основывается на новых данных сравнительно-морфологического анализа.

В недавно опубликованной классификации диатомовых водорослей (Диатомовые. . ., 1988 : 31) в порядок *Melosirales* были включены 3 семейства: *Pseudopodosiraceae* (Sheshuk.) Gles., *Melosiraceae* Kütz. и *Aulacosiraceae* Moiss. Новые электронно-микроскопические данные, полученные о морфологии представителей этих семейств, позволяют установить на их основе таксоны более высокого ранга. Обнаруженные своеобразные признаки, как, например, наличие бивелярных ареол, наличие различных створок в панцире, строение периферической части створки и ее загиба, придают характеристике таксонов уникальные черты, позволяющие оценить их специфичность и выделить в самостоятельные порядки.

Ниже приводятся описания новых таксонов.[1]

Pseudopodosirales Gles. ordo nov. — Ordo *Aulacosirales* Nikolaev, 1988, Бот. журн., 73, 4 : 495, p. p. nom invalid.

Cellulae in colonus filiformibus compactis dispositae, rarius solitariae, terminales ac intercalares difformes; cellulae spinis marginalibus, elementis ligantibus in valvae superficie sitis ac crista marginali conjunctae. Frustula cylindrica vel conos duos truncatos imitantia, cincturis vel diaphragmatibus ligantibus anularibus conjuncta, valvis conformibus vel difformibus. Cellulae intercalares valva convexo-excisa superficie costulis plicis costuliformibus, tuberculis, valva vero concavo-excisa superficie sulcis, foveis, fossulis notatae; valva extima cellulae terminalis superficie elementis ligantibus destituta. Canales porales vel areolae bivelares limbo,[2] interdum praeterea in area submarginali angusta superficiei sitae. Rimoportulae, si adsunt, anulum unum vel duos formantes; processus tubuliformes vel processus tubuliformes polygoni margine superficiei et limbo, interdum

[1] Объем порядков и описание входящих в них таксонов будут даны в сводке «Диатомовые водоросли СССР», готовящейся к изданию.

[2] Areolae a cl. Crawford (1973, 1975, 1979) in *Paralia sulcata* (Ehr.) Cl. et in *Melosira nummuloides* (Dillev.) Ag. detectae velis externo ac interno praeditae areolae bivelares a nobis nominantur.

limbo tantum anulum unum vel duos formantes vel irregulariter siti. Limbus interdum costulis in spinas ligantes abeuntibus notatus.

Species marinae, hodie viventes et exstinctae.

Familia typica: **Pseudopodosiraceae (Sheshuk.) Gles. stat. et fam. nov.** — *Pseudopodosiroidea* Sheshuk. (Шешукова-Порецкая, 1967 : 177).

Descriptio familiae *Pseudopodosiraceae* eadem ac ordinis.

Typus: *Pseudopodosira* Jousé emend. Vekschina.

Observatio: ab ordinibus ceteris Centrophycearum Pseudopodosirales valvis convexo- et concavo-excisis in frustulis cellularum intercalarium et superficie elementis ligantibus praeditis, canalibi poralibus, vel areolis bivelaribus (?) in limbo praecipue dispositis, processibus tubuliformibus vel tubuliformibus polygonis differt.

Клетки в плотных нитевидных колониях, реже одиночные. В колонии могут различаться конечные и интеркалярные клетки. Клетки соединяются при помощи краевых соединительных шипов, соединительных элементов на лицевых частях створок, краевого гребня. Панцирь цилиндрический или в виде двух усеченных конусов, створки соединяются поясками или кольцевыми соединительными диафрагмами. Створки в панцире одинаковые или разные. У интеркалярных клеток на лицевой части рельефной створки соединительные элементы представлены ребрами, ребровидными складками, бугорками, у резной створки — бороздами, углублениями, ямками. У крайней створки конечной клетки колонии соединительные элементы на лицевой части створки отсутствуют. Поровые каналы или бивеларные ареолы [3] на загибе створки, иногда они и в узкой прикраевой зоне лицевой части. Двугубые выросты, если имеются, образуют 1—2 кольца: по краю лицевой части створки и на ее загибе, иногда на загибе трубковидные или многогранные трубковидные выросты, образующие 1—2 кольца или расположенные беспорядочно. Иногда на загибе ребра, переходящие в краевые соединительные шипы.

Виды морские, редко пресноводные, современные и вымершие.

Типовое семейство: **Pseudopodosiraceae (Sheshuk.) Gles. stat. et fam. nov.** — *Pseudopodosiroidea* Sheshuk. (Шешукова-Порецкая, 1967 : 177).

Описание сем. *Pseudopodosiraceae* соответствует описанию порядка. Семейство включает 4 рода (Диатомовые. . ., 1988 : 31).

Тип: род *Pseudopodosira* Jousé emend. Vekschina.

От других порядков класса *Centrophyceae* порядок *Pseudopodosirales* отличается наличием интеркалярных клеток с резной и рельефной створками, на лицевых частях которых развиваются соединительные элементы, а также расположением поровых каналов или бивеларных ареол (?) преимущественно на загибе створки и присутствием трубковидных или многогранных трубковидных выростов.

Первый и наиболее обширный род этого семейства — *Paralia* Heib. emend. Gles. (Heiberg, 1863 : 33) — объединяет в настоящее время разнообразные в морфологическом отношении виды (Глезер, 1984; Моисеева, Генкал, 1987), среди которых выделяются несколько групп, позволяющих разделить род *Paralia* на секции. Возможно, при более детальном исследовании целесообразно будет выделить из рода несколько самостоятельных родов. Ниже приводятся описания секций.

Paralia sect. nov.

Cellulae in colonia spinis ligantibus marginalibus coronulam formantibus et elementis ligantibus valvae superficie conjunctae. Facies exterior superficiei

---

[3] Выявленный Crawford (1973, 1975, 1979) у *Paralia sulcata* (Ehr.) Cl. и у *Melosira nummuloides* (Dillw.) Ag. особый тип ареол с наружным и внутренним велумом предлагается называть бивеларными ареолами.

concentrice undulata; area media elevata costulis radialibus vel plicis (sulcis) costuliformibus praedita, interdum tuberculata area peripherica anulari satangusta, structura pro more destituta cincta sub marginalis angusta, areolis bivelaribus et costulis tenuibus brevibus praedita, facies vero interior structura destituta. Limbus areolis is bivelaribus et saepe costulis sat crassis reticulatis notatus. Rimoportulae ad marginem limbi plerumque anulatae; valvae convexo- et concavo-excisae area submarginali superficiei spinis ligantibus ac limbi structura plerumque diversae. Diaphragma anulare ligans e costulis concentricis plus minusve evolutis sulcis interjectis formatum.

Typus: *Paralia sulcata* (Ehr.) Cl.

Клетки в колонии соединяются при помощи венца краевых соединительных шипов и соединительных элементов на лицевых частях створок. Наружная поверхность лицевой части створки концентрически волнистая: средняя, приподнятая зона, с радиальными ребрами или ребровидными складками, бороздами, иногда бугорками окаймлена довольно узкой кольцевой периферической обычно бесструктурной зоной, узкая прикраевая зона с бивеларными ареолами и тонкими короткими ребрами, образующими поверхностную сеть. Внутренняя поверхность лицевой части створки бесструктурная. На загибе бивеларные ареолы и поверхностная сеть часто из довольно грубых ребер. Двугубые выросты чаще всего образуют кольца по краю загиба створки. Рельефные и резные створки обычно различаются строением прикраевой зоны лицевой части, характером соединительных шипов, структурой загиба. Кольцевая соединительная диафрагма с более или менее выраженными концентрическими ребрами и бороздами между ними.

Тип: *Paralia sulcata* (Ehr.) Cl.

Tuberculum Gles. sect. nov.

Cellulae in colonia spinis ligantibus marginalibus coronulam formantibus conjunctae. Valva superficie plana vel regulariter subconvexa, tuberculis numerosis confluentibus praedita, area submarginali angusta costulis tenuibus brevibus reticulatis notata.

Typus: *Paralia torulosa* Gles.

Клетки в колонии соединяются при помощи венца краевых соединительных шипов. Лицевая часть створки плоская или равномерно слабо выпуклая с многочисленными бугорками, сливающимися друг с другом. В узкой прикраевой части тонкие короткие ребра, образующие поверхностную сеть.

Тип: *Paralia torulosa* Gles.

Radialiplicata Gles. sect. nov.

Cellulae in colonia elementis ligantibus valvae superficie, rarissime praeterea spinis ligantibus ac marginalibus conjunctae. Valvae convexo-ac concavo-excisae subconformes vel superficie distinctissimae. Valva convexo-excisa costulis radialibus longis, interdum dentiformiter incrassatis, sulcis sat angustis interjectis, a margine fere oriundis notata, concavo-excisa vero sulcis plus minusve latis marginalibus tantum vel faciem totam occupantibus exarata. Facies interior superficiei structura destituta. Canales porales in limbo, raro in area submarginali superficiei siti. Rimoportulae ignotae. Processus tubuliformes vel processus tubuliformes polygoni in facie interiore limbi irregulariter siti vel anulum unum-duos formantes. Diaphragma ligans anulare costatum.

Typus: **Paralia sol (Ehr.) Gles. comb. nov.** — *Galionella sol* Ehr. (Ehrenberg, 1854, tab. 35A, 22, 12).

Клетки соединяются в колонии при помощи соединительных элементов на лицевой части створки, очень редко также краевыми и соединительными

шипами. Рельефные и резные створки почти одинаковые или резко отличаются структурой лицевой части створки. На рельефной створке длинные радиальные ребра, иногда с зубцевидными утолщениями, чередующиеся с довольно узкими бороздками, ребра отходят почти от края створки; на резной створке более или менее широкие борозды только у края или на всей поверхности. Внутренняя поверхность лицевой части створки бесструктурная. Поровые каналы на загибе, редко в прикраевой зоне лицевой части створки. Двугубые выросты неизвестны. На внутренней поверхности загиба створки многочисленные трубковидные или многогранные трубковидные выросты, расположенные беспорядочно или образующие 1—2 кольца. Кольцевая соединительная диафрагма ребристая.

Т и п: **Paralia sol (Ehr.) Gles. comb. nov.** — *Galionella sol* Ehr. (Ehrenberg, 1854, tab. 35A, 22, 12).

Anuloplicata Gles. sect. nov.

Cellulae in colonia elementis ligantibus superficie valvae conjunctae. Facies exterior superficiei tuberculis numerosis saepe confluentibus et plicas concentricas formantibus notata. Area submarginalis superficiei costulis radialibus brevibus dentiformiter incrassatis, reticulum e foveolis uniserialibus formatum constituentibus notata. Facies interior superficiei totius fere structura destituta. Canales porales in area submarginali superficiei limboque siti. Rimoportulae ignotae. Processus tubuliformes facie interiore limbi anulum formantes adsunt. Diaphragma ligans anulare costatum.

T y p u s: *Paralia ornata* Grun.

Клетки соединяются в колонии при помощи соединительных элементов на лицевой части створки. В середине наружной поверхности лицевой части створки более или менее многочисленные бугорки, часто сливающиеся и образующие концентрические складки. В прикраевой зоне лицевой части створки короткие радиальные ребра с зубцевидными утолщениями, образующие ряд крупных ячей. Внутренняя поверхность почти всей лицевой части створки бесструктурная. В прикраевой зоне лицевой части створки и на загибе створки поровые (?) каналы. Двугубые выросты неизвестны. На внутренней поверхности загиба створки кольцо трубковидных выростов. Кольцевая соединительная диафрагма ребристая.

Т и п: *Paralia ornata* Grun.

Melosirales Gles. ordo nov. — Ordo *Melosirales* Gles. Глезер, 1981 : 109 p. p. nom. invalid.

Cellulae in coloneis concatenatis moniliformibus spinis, carinis, pulvinulis mucosis ligantibus conjunctae. Frustula globosa, elliptica vel cylindrica, cingulis praedita. Areolae bivelares facie valvae tota, pori in cingulis siti. Rimoportulae numerosae, irregulares, tota valvae facie sitae, in limbo, vel in superficie limbo que anulum unum vel duos formantes. Spinae ligantes minutissimae e parietibus areolarum verticalibus accretis formatae, interdum carina e spinis ligantibus lateraliter accretis et confluentibus adest.

Species marinae, euryhalinae ac aquae dulcis, hodie viventes praecipue.

F a m i l i a t y p i c a: *Melosiraceae* Kütz.

O b s e r v a t i o: ab ordinibus ceteris Centrophycearum Melosirales areolis bivelaribus tota facie valvae dispositis, spinis ligantibus et carina e parietibus verticalibus areolarum formatis differt.

Клетки в четковидных колониях-цепочках, соединяются при помощи соединительных шипов, воротничков, слизистых подушечек. Панцирь шаровидный, эллипсоидный или цилиндрический с поясковыми ободками. Бивеларные ареолы на всей поверхности створки, на поясковых ободках имеются поры. Двугубые выросты многочисленные, расположенные беспорядочно, на всей поверхности створки и образующие 1—2 кольца на загибе или на лицевой части створки

и на загибе. Соединительные шипы очень мелкие, представляют собой разросшиеся вертикальные стенки ареол; иногда имеется воротничок, образовавшийся в результате слияния латерально разросшихся соединительных шипов.

Виды морские, эвригалинные и пресноводные, преимущественно современные.

Типовое семейство: *Melosiraceae* Kütz. с одним родом *Melosira* Ag.

От других порядков класса *Centrophyceae* порядок *Melosirales* отличается наличием бивеларных ареол на всей поверхности створки, специфического элемента — воротничка, образовавшегося, как и соединительные шипы, из вертикальных стенок ареол.

Aulacosirales Nikolaev ex Moiss. et Makar. ordo nov. — Ordo *Aulacosirales* Nikolaev, 1988, Бот. журн. 73, 4 : 495, p. p. nom. invalid.

Cellulae spinis ligantibus in colonias filiformes conjunctae. Frustula cylindrica cingulo praedita vel eo destituta. Valvae lepto- et pachydermaticae, rotundae, ovales vel triangulari-ovalis, partibus centrali ac peripherica structura aequalibus vel diversis. Areolae poroides velo in stratum basale immerso vel exteriore, vel pori interdum adsunt. Valvae parte frontali areolis porisve irregularibus vel tantum marginalibus, rarius areolis radialiter vel tangentaliter seriatis vel rete continuum formantibus praeditae, parte peripherica limbo incluso areolis conformibus vel poris vel alveolis, pseudoalveolis et pseudoseptis donatae, ad limbi marginem collo, sulco anulari ac diaphragmate anulari praeditae. Rimoportulae facie valvae interiore tubulos breves vel tubercula minuta, fissura praedita praebentes, anulatim ad limitem diaphragmatis anularis vel basi alveolorum, pseudoalveolorum vel in septis eorum sitae. Spinae ligantes difformes.

Species aquae dulcis, hodie viventes et exstinctae.

Familia typica: *Aulacosiraceae* Moiss.

Descriptio familiae eadem ac ordinis.

Typus: *Aulacosira* Thw.

Клетки соединены в плотные нитевидные колонии с помощью шипов. Панцирь от высоко- до низкоцилиндрического, с поясковым ободком или без него. Створки тонко- или толстостенные, прямые или согнутые по центральной оси, круглые, слегка овальные, треугольно-овальные, треугольные с широко закругленными углами, плоские, выпуклые или вогнутые, иногда с загиба слегка трапециевидные. Ареолы пороидные с велумом, погруженным в толщу базального слоя или находящимся на наружной поверхности створки, иногда имеются поры. На лицевой части створки ареолы или поры расположены беспорядочно или только по краю, реже в радиальных или тангенциальных рядах или образуют плотную сеть. Периферическая часть створки или с такой же структурой, или с камерами-альвеолами, или с псевдосептами и псевдоальвеолами. Загиб створки большей частью высокий, с ареолами, расположенными в продольных прямых, наклонных, спиральных или поперечных рядах, или с прямыми, иногда слегка наклонными рядами пор, чередующимися с продольными libровидными утолщениями межальвеолярных перегородок или краев псевдосепт. У края загиба имеется шейка и кольцевая борозда, часто невыраженная на наружной поверхности. От основания кольцевой борозды в полость створки вдается широкая или узкая кольцевидная диафрагма. Двугубые выросты в виде коротких трубок или небольших бугорков со щелью расположены по кольцу на внутренней поверхности загиба на границе с кольцевидной диафрагмой или в основании камер-альвеол, псевдоальвеол или на их перегородках, иногда отсутствуют (?). На границе лицевой части и загиба створки имеются разной формы соединительные шипы.

Виды пресноводные, вымершие и современные.

Типовое семейство: *Aulacosiraceae* Moiss.

Описание семейства соответствует описанию порядка и включает два рода (см.: Диатомовые. . ., 1988 : 31).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Глезер З. И. К разработке новой классификации диатомовых водорослей // Тез. докл. II Всесоюз палеонтол. совещ. Киев, 1981. С. 108—110. — *Глезер З. И.* Значение исследований по систематике диатомовых водорослей для биостратиграфии и палеогеографии // Ежегодник Всесоюз. палеонтол. о-ва. 1984. Т. 27. С. 284—298. — *Диатомовые* водоросли СССР. Ископаемые и современные. Л.: Наука, 1988. Т. II, вып. 1. 115 с. — *Моисеева А. И., Генкал С. И.* О пресноводных видах рода *Paralia (Bacillariophyta)* // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 11. С. 1500—1504. — *Николаев В. А.* Система класса *Centrophyceae* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 4. С. 486—496. — *Шешукова-Порецкая В. С.* Неогеновые морские диатомовые водоросли Сахалина и Камчатки. Л.: Изд-во ЛГУ, 1967. 132 с. — *Crawford R. M.* The structure and formation of the siliceous wall of the diatom *Melosira nummuloides* (Dillw.) Ag. // Beih. Nova Hedwigia. 1973. Hf 45. S. 131—146. — *Crawford R. M.* The frustule of the initial cells of some species of the diatom genus *Melosira* C. Agardh // Beih. Nova Hedwigia. 1975. Hf 53. S. 37—50. — *Crawford R. M.* Taxonomy and frustuler structure of the marine diatom *Paralia sulcata* // J. Phycol. 1979. Vol. 15, N 2. P. 200—210. — *Ehrenberg C. G.* Microgeologie. Leipzig, 1854. 374 S. Atlas. Taf. I—XL. — *Heiberg P. A.* Conspectus criticus Diatomacearum Danicarum. Kritisk Oversigt over de Danske Diatomeer. Kopenhagen, 1863. 135 p. — *Kützing F. T.* Species Algarum. Lipsiae, 1894. 922 s.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград,
Всесоюзный научно-исследовательский геологический институт, Ленинград.

Получено 10 X 1989.

УДК 561:551.781.3/.4 (571.1)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 4

Л. Ю. Буданцев, И. А. Озеров

НОВЫЕ НАХОДКИ ОТПЕЧАТКОВ ЛИСТЬЕВ *ALANGIUM* В ПАЛЕОЦЕНОВО-ЭОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ СЕВЕРО-ВОСТОКА СССР

L. YU. BUDANTSEV, I. A. OZEROV. NEW FINDINGS OF IMPRINTS OF THE *ALANGIUM* LEAVES IN THE PALAEOCENE-EOCENE DEPOSITS OF THE NORTH-EASTERN PART OF THE USSR

По находкам отпечатков листьев описывается новый вид *Alangium lenaense* Budants. et Ozerov из палеоценово-эоценовых отложений северо-востока СССР. Дается характеристика и обоснование выделения этого таксона. Кратко обсуждаются другие находки остатков листьев рода *Alangium* из палеогеновых и неогеновых отложений Евразии и Северной Америки.

Раннекайнофитовые флоры древнеарктического типа на северо-востоке СССР продолжают привлекать внимание специалистов, изучающих проблемы истории растительного мира, палеогеографии и геологического строения высокоширотных районов бореальной области. Новые палеоботанические материалы из этих районов дополняют наши представления о систематическом составе и климатических условиях существования комплексов вымерших растений.

Такие материалы были получены авторами в последние годы в ходе полевых исследований в низовьях р. Лены и на северо-западе Камчатки.

В низовьях р. Лены по сборам О. В. Гриненко давно известен комплекс ископаемых растений из отложений кенгдейской свиты раннего палеогена (поздний палеоцен—ранний эоцен), выходы которых обнаружены в среднем течении р. Кенгдей (Буданцев, 1983). Отсюда же изучен богатый спорово-пыльцевой комплекс (Фрадкина, Киселева, 1976). По остаткам листьев здесь установлены: *Equisetum arcticum* Heer, *Osmunda macrophylla* Penh., *Sphenopteris* (*Dennstaedtia*)

tschuktschorum (Krysht.) Vachr., *Ginkgo* ex gr. *adiantoides* (Ung.) Heer, *Pityostrobus* sp., *Metasequoia occidentalis* (Newb.) Chaney, *Glyptostrobus* sp., *Trochodendroides arctica* (Heer) Berry, *Quercus grinenkoi* Budants., *Quereuxia angulata* (Newb.) Krysht. Описания сборов ископаемых растений из этого района, сделанные А. А. Межвилком и определенные Э. Н. Кара-Мурзай, нами не были обнаружены. Но, судя по опубликованному списку (Межвилк, 1958), к перечисленным растениям можно добавить *Corylus*, *Alnus*, *Ulmus*, *Platanus*, обнаруженные нами при повторных сборах на Кенгдее в 1986 г.

Сборы 1986 г. значительно дополнили сведения о кенгдейской флоре за счет хорошо сохранившихся крупных листьев *Platanus* cf. *P. basicordata* Budants., *Fagus* sp., *Liquidambar* sp., *Alnus protophylloides* Budants. et Golovneva, *Ulmus* sp., *Alangium lenaense* Budants et Ozerov sp. nov. Значительный интерес в этом комплексе представляют *Alnus protophylloides* и *Alangium lenaense*. Первый вид с оригинальными пельтатными листьями обнаружен нами помимо Кенгдея в позднеэоценовых слоях иргирнинской свиты и вулканогенных отложениях свиты Кинкильского мыса на северо-западе Камчатки (Буданцев, 1985; Буданцев, Головнева, 1986).

В иргирнинской свите найдены и многочисленные остатки листьев *Alangium*, тождественные кенгдейским.

Иргирнинская позднеэоценовая флора, по нашим данным (Буданцев 1984), а также по сведениям Л. И. Фотьяновой (Фотьянова, Серова, 1983) и А. И. Челебаевой (1984), содержит виды родов *Ginkgo*, *Metasequoia*, *Nelumbo*, *Cercidiphyllum*, *Platanus*, *Quercus*, *Castanea*, *Alnus*, *Ulmus*, *Broussonetia*, *Carya*, «*Cordia*», *Tilia*, *Acer* и некоторые другие. Сходный состав имеет и кинкильская флора (Буданцев, 1985).

Таким образом, несмотря на более молодой по сравнению с кенгдейской возраст камчатских флор, в тех и других удерживаются некоторые общие виды, указывающие на возможные межрегиональные флористические связи.

Остатки листьев *Alangium* встречены также во флоре оз. Тастах на севере Якутии, датированной средним—верхним (?) эоценом (Криштофович, 1958; Буданцев, 1983). Здесь присутствуют виды родов *Cephalotaxus*, *Cocculus*, *Menispermites*, *Trochodendroides*, *Liquidambar* (?), *Platanus*, *Ulmus*, *Acer*, *Grewiopsis*, *Dombeyopsis*, *Cissites*, *Cissus*.

Несколько крупнолистных растений из сборов С. А. Лаухина пока остаются неопределенными. В целом тастахская флора относится к числу наиболее теплолюбивых флор севера Сибири, существовавших в эпоху климатического оптимума середины эоцена, и, по-видимому, синхронна богатейшей флоре чемурнаутского типа на северо-западе Камчатки с пальмами и другими термофильными растениями. Об этом же свидетельствует и обильный спорово-пыльцевой комплекс из тастахской свиты (Кулькова, 1971) который также включает пальмы.

Как будет показано ниже, отпечатки листьев *Alangium* в кенгдейской, тастахской и иргирнинской тафофлорах принадлежат одному виду, который мы предлагаем назвать по его наиболее древней находке в низовьях р. Лены.

Alangium lenaense Budants. et Ozerov sp. nov.

(табл. I, *1—5*; табл. II, *1—4*; рисунок)

Листья преимущественно крупные и очень крупные, цельные и лопастные с одной или обеих сторон, цельнокрайные, на верхушках острые или коротко-заостренные, в основании, как правило, более или менее симметричные округло-клиновидные, сердцевидные, реже асимметричные слабосердцевидные. Жилкование актинодромное, 5—7-нервное. Базальные жилки оканчиваются в верхушках лопастей или плавными петлями соединяются между собой. Жилки третьего порядка образуют четкие слабо разветвленные, слегка антиклинальные анастомозы, почти перпендикулярные жилкам первого и второго порядков.

Отличается от широко распространенного ископаемого вида *Alangium tiliifolium* (A. Br.) Kryshť. более крупными листьями, слабой асимметрией долей основания пластинок, наличием боковых лопастей. Близко примыкает к группе вымерших азиатско-североамериканских видов *A. mikii* Wolfe et Tanai, *A. kryshtofovichii* Baik., *A. basitruncatum* (Oishi et Huz.) Tanai, отличаясь деталями морфологии листьев. Является наиболее древним из известных видов рода *Alangium*.

Голотип: отпечаток листа, Западная Камчатка, бухта Подкагерная, иргирнинская свита, верхний эоцен. Кол. БИН № 960—23, обр. 2183, табл. I, *2*; рисунок, *1*.

Материал. Более 15 отпечатков листьев в основном хорошей сохранности.

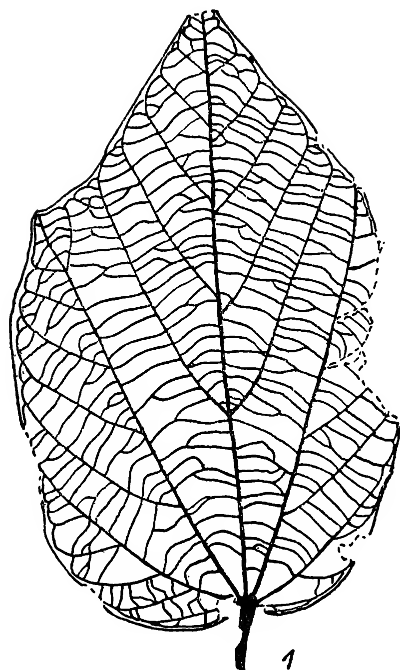
Листья крупные, от 9 до 12 см дл. и от 5.5 до 8 см шир., и очень крупные, от 16 до 24 см дл. и от 13 до 19 см шир., широкоэллиптические или яйцевидные. У большинства листьев развиты боковые лопасти с одной или обеих сторон, заостренные на верхушках. Край листьев цельный, верхушки острые или коротко-заостренные. Основания более или менее симметричные округло-клиновидные (обр. 2136, табл. I, *1*; 2190а, табл. II, *3*), сердцевидные (обр. 2144, рисунок, *3*; 2181а, табл. I, *3*) или асимметричные клиновидно-сердцевидные (обр. 2115, табл. I, *4*; 2190б, рисунок, *2*), слабо сердцевидные (обр. 31, рисунок, *4*; 143, табл. II, *1*; 2183б, табл. I, *2*). Видимая длина черешков 1.5—2.5 см.

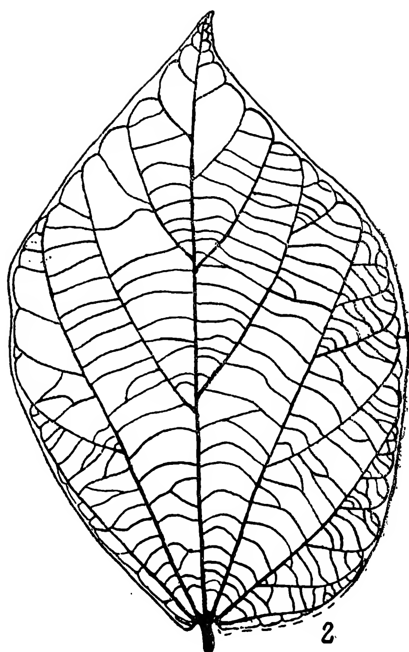
Жилкование актинодромное. От узла в основании пластинки отходят 5—7 базальных жилок, из которых центральная заканчивается в верхушке листа, внутренняя пара проходит в верхнюю половину пластинки и заканчивается либо в верхушках лопастей, либо петлями соединяется с ответвлениями центральной жилки. Следующая пара базальных жилок заканчивается в нижней половине пластинок, соединяясь брохидодромно с ответвлениями предыдущей пары жилок. Базальные жилки внешней пары более тонкие, короткие, проходят в лопасти сердцевидного основания, либо у листьев с клиновидным основанием они следуют вдоль края и быстро теряются в разветвлениях. От центральной жилки перисто, почти супротивно отходят боковые жилки в числе 4—5 пар. Жилки нижней пары обычно возникают выше основания на расстоянии примерно в 1.5—2 раза большем, чем расстояния между верхними парами. Базальные жилки внутренней пары прямые или слабо дуговидные, посылают внешние ответвления, которые соединяются как между собой, так и с окончаниями следующей пары базальных жилок. В случае развития лопастей одна или обе базальные жилки имеют внутренние антиклинальные ответвления, соединенные с жилкой, проходящей вдоль края бухты (табл. II, *1*, *2*). Жилки внешней базальной пары у симметричных листьев (или одна из них у асимметричных листьев) также имеют серию наружных ответвлений, соединенных, как у жилок внутренней пары, петлями у края пластинок.

Жилки третьего порядка в интеркостальной зоне образуют четкие слабо разветвленные, слегка антиклинальные анастомозы, почти перпендикулярные жилкам первого и второго порядков. Жилки следующих порядков на отпечатках просматриваются не всегда отчетливо. Они образуют тонкую сеть с продольно вытянутыми ячейками (табл. II, *4*).

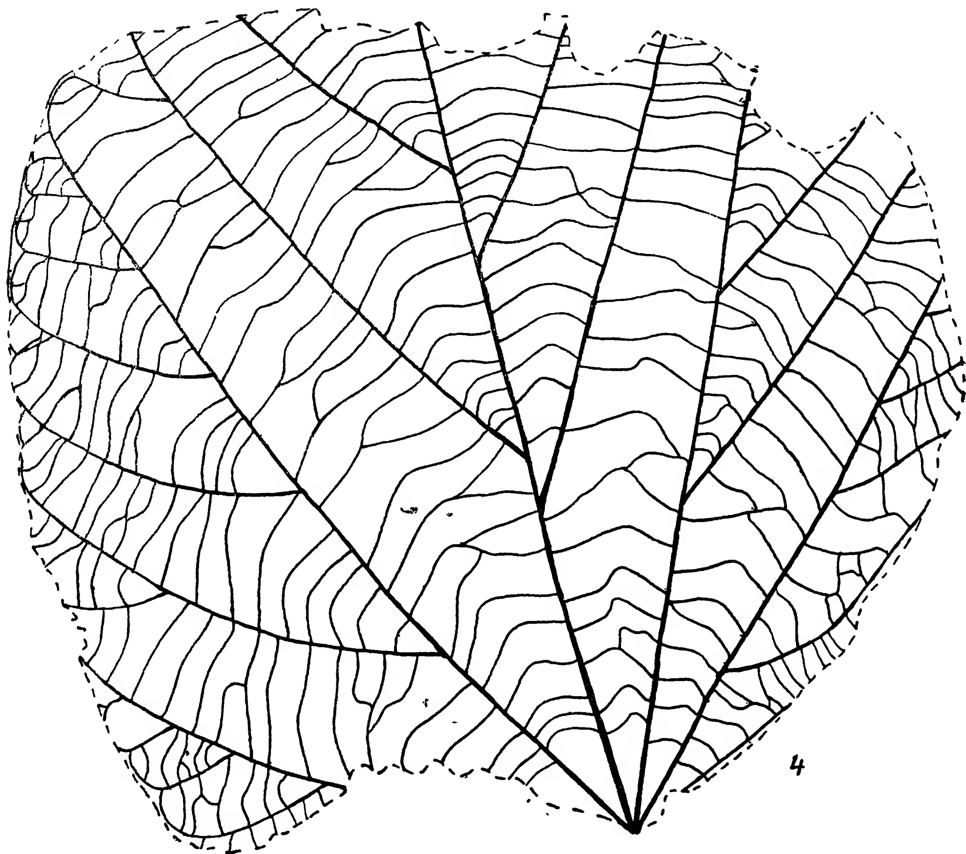
Сравнивая между собой остатки листьев из разных местонахождений в Кенгдее, Тастахе и бухте Подкагерной, нам не удалось обнаружить принципиальных отличий в их морфологии.

Одно из первых достоверных указаний на присутствие *Alangium* в ископаемой флоре привели А. Н. Криштофович и М. О. Борсук (1939) при описании растительных остатков из миоценовых отложений у с. Екатерининского на Иртыше близ гор. Тары. На большом фактическом материале (свыше 80 остатков листьев) авторы установили характерные черты морфологии пластинок и их жилкования, соответствующие таковым у некоторых современных видов





3



Alangium lenaense.

1—3 — Западная Камчатка, бухта Подкагерная, иргирнинская свита (верхний эоцен), обр. 2183 (*1*), 2190 (*2*), 2144 (*3*), кол. БИН 960-23; *4* — Северная Якутия, оз. Тастах, тастахская свита (средний эоцен), обр. 31, кол. БИН 1186; *1* — голотип.

Alangium, особенно *A. begoniifolium* (Roxb.) Harms или *A. chinense* (Lour.) Rehd. в современной номенклатуре. Иртышские *Alangium* представляют собой цельные, цельнокрайные листья с коротко заостренной верхушкой и резко асимметричным основанием, одна половина которого образует более или менее разросшееся «ушко». Длина листьев варьирует от 1 до 16 см, но преобладающее большинство их имело размеры от 6 до 9 см.

Авторы подробно рассмотрели многочисленные ископаемые остатки сходных по морфологии листьев из неогена Западной Европы: *Ficus tiliifolia* A. Br., *Domdeyopsis tiliifolia* Ung., *D. grandifolia* Ung., *Buettneria aequalifolia* (Goepp.) Meyer, *B. tiliifolia* (A. Br.) Depape. Они сравнили их с современными видами родов *Ficus*, *Dombeya*, *Pterospermum*, *Buettneria*, *Alangium*. Наиболее близкими оказались листья из миоцена Соснице в Польше, описанные H. R. Goeppert (1852) как *Dombeyopsis aqualifolia* Goepp. Криштофович и Борсук предложили новую комбинацию *Alangium aqualifolium* (Goepp.) Krysht. et Borsuk, которая была принята у отечественных и части зарубежных, особенно европейских, исследователей. Эта же комбинация была описана Борсук (1956) из палеогеновых отложений Сахалина.

Почти одновременно Криштофович (1939) предложил еще одну комбинацию, отнеся часть находок *Cordia tiliifolia* A. Br. к *Alangium*, — *A. tiliifolium* (A. Br.) Krysht. — применительно к материалу из неогена Дальнего Востока.

Этот вид практически не отличается от предыдущего, и его название в современной литературе является приоритетным.

В то же время родовая принадлежность *A. aqualifolium* и *A. tiliifolium* оспаривается рядом исследователей, настаивающих на их отнесении к роду *Byttneriophyllum* (Knobloch, Kvaček, 1965; Knobloch, 1969). Основанием служит обнаружение сложных трихом на поверхности листьев, свойственных стеркулиевым. У *Alangium* трихомы простые. И. А. Ильинская (1968) в своем очень подробном очерке об *Alangium tiliifolium* справедливо оспаривает эту точку зрения, указывая, что у всех современных видов *Byttneria* листья симметричные в отличие от резко асимметричных листьев у ископаемого вида. Этот вывод позднее поддержали J. A. Wolfe и T. Tanai (1980), указав, в частности, что азиатские неогеновые находки, отнесенные E. Knobloch и Z. Kvaček к *Byttneriophyllum tiliifolium*, имеют интеркостальное жилкование типа *Alangium*.

По Ильинской, *A. tiliifolium* имел широкое распространение, достигшее максимума в миоцене на пространстве от Швейцарии до Сахалина, а в плиоцене сохранился только в Европе.

Описываемые нами листья отличаются от вида или группы видов, объединяемых в *A. tiliifolium*, прежде всего наличием лопастей и более симметричными в основании пластинками. Они принадлежат другой группе видов, распространенных на северо-востоке СССР и Дальнем Востоке, и, возможно, на северо-западе Северной Америки. В этой группе *A. lenaense* является наиболее древним и северным представителем рода.

Ближе других к *A. lenaense* по морфологии листьев стоит *A. kryshtofovichii* Baik. из верхнемиоценовых отложений Южного Приморья (Байковская, 1974). Здесь в нескольких местонахождениях обнаружены довольно крупные листья с сердцевидным, симметричным, редко слегка неравнобоким основанием, большей частью с 1—2 зубцами в верхней части пластинки. Базальных жилок обычно 5.

Экземпляры из нашей коллекции отличаются наличием как асимметричных в основании листьев, так и листьев цельных, лишенных лопастей. Судя по приведенным Байковской описаниям и изображениям *A. kryshtofovichii*, листья этого вида были более мономорфны, с устойчивыми признаками архитектуры. Байковская дала подробный сравнительный анализ основных находок *Alangium* в палеогеновых и неогеновых отложениях советского Дальнего Востока и Японии. Некоторые из них представлены цельными мелкими асимметричными листьями типа *A. tiliifolium* — *A. koyamae* (Konno) Tanai и *A. basiobliquum* (Oishi et Huzioka) Tanai; другие, возможно, близко стоят к *A. kryshtofovichii*, в частности *A. basitruncatum* (Oishi et Huzioka) Tanai из раннего олигоцена о-ва Хоккайдо, с 1—2 зубцами в верхней части листа (Tanai, 1970). По мнению Байковской, однако, он отличается более вытянутой формой пластинки с округлым основанием. Зубчатые формы сравниваются с современным *A. platanifolium* Harms, дальше других видов заходящим на север Азии. Среди листьев *A. lenaense* встречаются некоторые экземпляры, обладающие общими признаками с японской находкой, которая, к сожалению, не дает представления о вариабельности листьев у этого вида. *A. basitruncatum* является наиболее древним представителем рода в этом секторе его ареала.

Что касается североамериканских находок *Alangium*, то с азиатским сравнимы листья 2 видов из палеогеновых и неогеновых отложений Аляски. Один из них — *A. bergensis* Wolfe (1977) — был ранее известен как *Malapoenna magnifica* (Sap.) Hollick (1936) из позднего эоцена залива Аляски. Wolfe (1977) привел отпечаток узкоэллиптического листа с цельным краем, асимметричным закругленным основанием и оттянуто-заостренной верхушкой. В равной степени этот экземпляр можно сравнить с современными *A. longifolium* Merr. и *Pterospermum* (*Sterculiaceae*). В нашей коллекции таких листьев не встречено.

Другой вид — *A. mikii* Wolfe et Tanai (1980) — найден на побережье Ке-

найского полуострова, но в более молодых отложениях верхнего олигоцена — нижнего миоцена. Листья этого вида крупные и очень крупные, вполне сравнимые по величине с таковыми у *A. lenaense*, но они лишены лопастей, а в основании резко асимметричные, напоминающие по этому признаку *A. tiliifolium*. К сожалению, аляскинские находки малочисленны и не позволяют установить морфологическую изменчивость листьев. Wolfe и Tanai (1980) отнесли к *A. mikii* в качестве синонимов многие азиатские находки, в том числе *A. aqualifolium* из Западной Сибири и ряд японских находок, фигурирующих под этим названием. Мы воздерживаемся от столь широкой трактовки этого вида.

Таким образом, *Alangium lenaense* более или менее отчетливо отличается от известных находок листьев разных видов этого рода и является наиболее древним и северным представителем рода в геологическом прошлом. Этим мы склонны объяснить определенную неустойчивость признаков архитектуры листьев, как бы сочетающих черты разных групп видов, в том числе современных *A. chinense* (Lour.) Rehd. и *A. platanifolium* (Siebold et Zucc.) Harms из секции Marlea. Группа близких видов в составе *A. lenaense*, *A. mikii*, *A. kryshtofovichii*, *A. basitruncatum* долгое время удерживалась в области древней Берингии и прилегающих с юга районах Дальнего Востока во флорах умеренного и теплоумеренного облика. Возможно, именно с этой группой связано происхождение современных видов *Alangium* из секции *Marlea*.

Распространение. Низовья р. Лены, Северный Хараулах, бассейн р. Кенгдей, кенгдейская свита (верхний палеоцен—нижний эоцен), кол. БИН 959, обр. 143, 203а, б; Северная Якутия, оз. Тастах, тастахская свита (средний эоцен), кол. БИН 1186, обр. 31; Западная Камчатка, бухта Подкагерная, иргирнинская свита (верхний эоцен), кол. БИН 960—23, обр. 2115, 2120, 2132, 2136, 2144, 2181, 2183, 2190.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байковская Т. Н. Верхнемиоценовая флора Южного Приморья. Л.: Наука, 1974. 141 с. — *Борсук М. О.* Палеогеновая флора Сахалина // Тр. Всесоюз. геол. ин-та. Нов. сер. 1956. Т. 12. С. 76—78. — *Буданцев Л. Ю.* История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. М.: Наука, 1983. 156 с. — *Буданцев Л. Ю.* Фитостратиграфия континентального палеогена Западной Камчатки // Материалы по стратиграфии и палеогеографии Восточной Азии. Владивосток: Изд-во АН СССР, 1984. С. 53—58. — *Буданцев Л. Ю.* Стратиграфическое положение и возраст свиты Кинкильского мыса на северо-западе Камчатки // Стратиграфия кайнозоя Дальнего Востока СССР. Л.: Наука, 1985. С. 62—77. — *Буданцев Л. Ю.*, *Головнева Л. Б.* Новый вид рода *Alnus* (*Betulaceae*) с пельтатными листьями в позднеэоценовой флоре северо-запада Камчатки // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 2. С. 246—254. — *Ильинская И. А.* Неогеновые флоры Закарпатской области УССР. Л.: Наука, 1968. 121 с. — *Криштофович А. Н.* Новые находки ископаемых флор на Дальнем Востоке как вехи стратиграфии // Юбил. сб., посвящ. акад. В. А. Обручеву. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. С. 287—313. — *Криштофович А. Н.* Ископаемые флоры Пенжинской губы, оз. Тастах и хр. Рарыткин // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 8. Вып. 3. 1958. С. 73—121. — *Криштофович А. Н.*, *Борсук М. О.* Миоценовые растения с р. Иртыша, близ г. Тары в Западной Сибири // Проблемы палеонтологии. М.: Изд-во АН СССР, 1939. Т. 5. С. 377—396. — *Кулькова И. А.* Эоценовая флора Яно-Индигирской низменности и сопоставление ее с одновозрастными флорами других территорий северного полушария // Кайнозойские флоры Сибири по палеонтологическим данным. М.: Наука, 1971. С. 51—56. — *Межвилк А. А.* Третичные отложения Северного Хараулаха // Тр. НИИГА. 1958. Т. 80, вып. 5. С. 24—37. — *Фотьянова Л. И.*, *Серова М. Я.* Биостратиграфия палеогена северо-западной Камчатки (бухта Подкагерная) // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1983. № 10. С. 65—72. — *Фрадкина А. Ф.*, *Киселева А. В.* Палеогеновые комплексы спор и пыльцы Западной Якутии // Этюды по палеофитологии Сибири. М.: Наука, 1976. С. 30—51. — *Челебаева А. И.* Род *Cordia* (*Boraginaceae*) в палеогене Камчатки сопредельных территорий // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 5. С. 605—615. — *Goeppert H. R.* Beitrage zur Tertiarflora Schlesiens // Palaeontographica. 1852. Bd 2. S. 260—282. — *Hollick A.* The Tertiary floras of Alaska // U. S. Geol. Surv. 1936. Prof. Pap. 182. P. 1—171. — *Knobloch E.* Tertiäre Floren von Mähren. Brno, 1969. 201 p. — *Knobloch E.*, *Kvaček Z.* *Byttneriophyllum tiliaefolium* (Al. Braun) Knobloch et Kvaček in den tertiären Floren der Nordhalbkugel // Sbornik geologických věd. Paleontologie. Abb. Praha, 1965. P. 123—166. — *Tanai T.* The Oligocene floras from the Kushiro Coal Field, Hokkaido, Japan // Journ. Fac. of Sci. Hokkaido Univ. 1970.

Ser. 4, Geol. and Miner. Vol. 14, N 4. P. 383—514. — *Wolfe J. A.* Paleogene floras from the Gulf of Alaska Region // U. S. Geol. Surv. 1977. Prof. Pap. 997. 108 p. — *Wolfe J. A., Tanai T.* The Miocene Seldovia Point flora from the Kenai Group, Alaska // U. S. Geol. Surv. 1980. Prof. Pap. 1105. 52 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 V 1989.

УДК 582.998.4 (—924.72/.76)

В. Я. Николаев

ОБЗОР КАВКАЗСКИХ ВИДОВ *HIERACIUM* ПОДРОДА *HIERACIUM* — СЕКЦИИ *PRENANTHOIDEA, SCHMALHAUSENIANA, FOLIOSA, SABAUDA, UMBELLATA, TRIDENTATA* (*ASTERACEAE*)

V. J. NIKOLAEV. THE SYNOPSIS OF THE CAUCASIAN *HIERACIUM* SPECIES OF THE SUBGENUS *HIERACIUM* — SECTIONS *PRENANTHOIDEA, SCHMALHAUSENIANA, FOLIOSA, SABAUDA, UMBELLATA, TRIDENTATA* (*ASTERACEAE*)

Данная статья является продолжением обзора кавказских ястребинок, опубликованного в № 3 Ботанического журнала за 1990 г.

Sect. 5. *Prenanthoidea* W. Koch, 1844, Syn. Fl. Germ. ed. 2, 2 : 527; Zahn, 1921, Pflanzenreich, 77, 4, 280 : 747; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 118. — Ser. *Prenanthoidea* (W. Koch) Sell et West, 1975, Fl. Turk. 5 : 733. — *H. prenanthoides* group Vill.: P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4 : 404.

Тип: *H. prenanthoides* Vill.

Обычно все листья стеблевые, часто гитаровидные, с более или менее стеблеобъемлющим основанием. Соцветие рыхлометельчатое. Листочки обертки обычно с густыми, черными или рыжеватыми железистыми волосками, реже и с немногими простыми волосками. Язычки реснитчатые. Края альвеол общего цветоложа зубчатые.

21. *H. prenanthoides* Vill. 1779, Prosp. Pl. Dauph. 35; Zahn, 1921, Pflanzenreich, 77, 4, 280 : 748; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 271; P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk. 5 : 736; iid. 1976, Fl. Europ. 4 : 404; Rech. f. 1977, Fl. Iran. 122 : 179. — *H. brittatense* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 480; id. 1960, Фл. СССР, 30 : 146. — *H. hypoglaucum* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 141.

Описан из Франции.

В среднем и субальпийском горных поясах по опушкам леса и на лугах.

ЗП: З. Ставр.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК: В. Кум., Малк., В. Тер.; ВК: В. Сулак.; ЗЗ: Туапс.-Адл., Абх.; ЦЗ: Карт.-Ю.Ос.; ВЗ: Ширв.; ЮЗ: Араг.

Сев., Центр., Вост. Европа, Сибирь, юго-зап. Азия (сев.-вост. Турция, сев.-зап. Иран).

22. *H. bupleurifolium* Tausch, 1828, Flora, 11, 1 : 74; Zahn, 1921, Pflanzenreich, 77, 4, 280 : 751; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 142; P. D. Sell a. C. West, 1976. Fl. Europ. 4 : 404.

Описан из Судет (Чехословакия).

22a. *H. bupleurifolium* subsp. *bupleurifolium.* — *H. bupleurifolioides* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 143. — *H. perfoliatum* Froehl. 1838, in DC. Prodr. 7 : 211, non Huter.; Юксип, 1960, цит. соч.: 146.

В среднем и субальпийском горных поясах по опушкам леса и на лугах.

ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: В. Сулак.; ЗЗ: Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю.Ос., Триал.-Н. Карт.; ЮЗ: Сев.

Центр., Южн., юго-вост. Европа.

22b. **H. bupleurifolium subsp. chaetotyrsoides (Zahn) V. Nikol. comb. nov.** — *H. velenovskyi* subsp. *chaetothyrsoides* Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 322. — *H. djimilense* subsp. *chaetothyrsoides* (Zahn) Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 1058. — *H. chaetotyrsoides* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 32. — *H. buschianum* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 479; id. 1960, Фл. СССР, 30 : 145. — *H. loriense* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 479; id. 1960, Фл. СССР, 30 : 145.

Тип: «Caucasus orient. Dagestania superior montosa, Dido, 24 Jul. 1861, Ruprecht» (LE!).

По склонам гор и на лугах в субальпийском поясе.

ВК: В. Сулак.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори.

Эндемик.

23. *H. strictissimum* Froehl. 1838, in DC. Prodr. 7 : 211; Zahn, 1921, Pflanzenreich, 77, 4, 280 : 754; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 138.

Описан из Австрии.

По травянистым склонам и кустарникам в среднем и субальпийском горных поясах.

ЦК: В. Кум.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Караб.; ЮЗ: Сев.

Зап., Центр., Южн., юго-вост. Европа, юго-зап. Азия (Турция, сев.-зап. Иран).

24. *H.×juranum* Fries, 1848, Symb. 129; Zahn, 1921, Pflanzenreich, 77, 4, 280 : 786; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 271; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 136; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4 : 404. — *H. pseudojuranum* Arv.-Touv. 1876, Suppl. Monogr. Hier. Dauph. 24; Юксип, 1960, цит. соч.: 136. — *H. medschedsense* Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 323; Юксип, 1960, цит. соч.: 51. — *H. chlorophilum* (Kozl. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 51. (*H. prenanthoides*× ×*H. murorum*).

Описан из Юрских гор (Франция).

По лугам, светлым лесам и кустарникам в среднем и субальпийском горных поясах.

ЗК: Бело-Лаб.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Центр., Южн., юго-вост. Европа.

25. *H.×adenobrachion* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 22. — *H. gigantellum* Litw. et Zahn subsp. *adenobrachion* Litw. et Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 1071. (*H. prenanthoides*×*H. gigantellum*).

Тип: «Caucasus, prov. Terek, in cacumine m. Beschtau pr. Piatigorsk, 4800′, 5 VII 1906, D. I. Litwinow» (LE!).

ЦК: В. Кум.

Эндемик.

26. *H.×gigantellum* Litw. et Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 325; Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 1070; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 268; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 24. — *H. chaetothyrsum* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 30. — *H. coniciforme* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 130. — ?*H. streptotrichum* (Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 25. (*H. prenanthoides*×*H. terekianum*?).

Тип: «Caucasus, prov. Terek, in cacumine m. Beschtau pr. Piatigorsk, 5 VII 1906, D. I. Litwinow» (TBI!, iso — LE!).

В среднем горном поясе.

ЦК: В. Кум.; ЗЗ: Инг.-Рион.

Эндемик.

По мнению Цана, отвечает формуле *H. macrolepis*×*H. umbellatum*× *H. prenanthoides*, однако мы не обнаружили каких-нибудь признаков первых двух видов.

27. *H.*×*chloroprenanthes* Litw. et Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 266; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 31; P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk. 5 : 735. — *H. djimilense* subsp. *chloroprenanthes* (Litw. et Zahn) Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 1056. — *H. obscuricaule* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 30. (*H. prenanthoides*×*H. macrolepis*).

Тип: «Prov. Kuban, in declivibus graminosis subalpinis ad fl. Teberda superioris, 2340 m, 11 VII 1905, D. I. Litwinow» (LE!).

По травянистым склонам в субальпийском поясе.

ЗК: Уруп.-Теб.

Юго-зап. Азия (сев.-вост. Турция).

28. *H.*×*leptoprenanthes* Litw. et Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 324; Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 1067; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 262; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 37. (*H. macrolepis*×*H. prenanthoides*×*H. laevigatum*).

Тип: «Caucasus, prov. Kuban, in valle fl. Teberda, in pineto denso, 26 III 1905, D. I. Litwinow» (LE!).

По травянистым склонам и соснякам в субальпийском поясе.

ЗК: Уруп.-Теб.; ЗЗ: Инг.-Рион.

Эндемик.

29. *H.*×*pseudoconstrictum* Zahn, 1907, Feddes Repert, 4 : 323; id. 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 1059; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 267; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 36. — *H. panjutinii* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 467; id. 1960, Фл. СССР, 30 : 32. (*H. prenanthoides*×*H. pseudosvaneticum*).

Тип: «Svanetia, in jugo Latpari inter fl. Hippum et Ingur supra pagum Kola, 5 VIII 1890, S. Sommier et E. Levier» (FI, icon. — LE!).

ЗЗ: Инг.-Рион.

Эндемик.

30. *H.*×*raddeanum* Zahn, 1913, Изв. Кавк. музея, 7 : 136; id. 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 937; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 272; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 124. — *H. regelianum* Zahn, 1922, l. c.: 936, excl. typo, quoad pl. cauc.; Юксип, 1960, цит. соч.: 124, excl. typo, quoad pl. cauc. (*H. prenanthoides*×*H. virosum*).

Тип: «Manglis, VII 1880, G. I. Radde» (TBM!).

По лесам и на лугах от нижнего до субальпийского горного пояса.

ЗК: Уруп.-Теб.; ЦК: В. Тер.; ЗЗ: Инг.-Рион., Рион.-Квир.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; ЮЗ: Нах., Занг.; Т.

Эндемик.

31. *H.*×*conicum* Arv.-Touv., 1877, Bull. Soc. Dauph. Éch. Pl. 4 : 188; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 128; P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk. 5 : 738, iid. 1976, Fl. Europ. 4 : 407. — *H. aestivum* subsp. *conicum* (Arv.-Touv.) Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 924. — *H. asterodermum* (Woronow et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 133. — ?*H. lespinassei* (Kozl. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 134. (*H. umbellatum*×*H. prenanthoides*).

Описан из Франции (Дофине).

По кустарникам и на лугах от нижнего до субальпийского горного пояса.

ЗК: Уруп.-Теб.; ЦК: В. Кум.; ЗЗ: Туапс.-Адл., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ЮЗЗ: Месх., Араг.; ЮЗ: Ерев., Сев., Занг.

Центр., Вост. Европа, юго-зап. Азия (сев. Турция).

32. *H.*×*teberdense* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 133; P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk. 5 : 738. — *H. inuloides* subsp. *teberdense* Litw. et Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 247; Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 902. (*H. laevigatum*×*H. prenanthoides*).

Т и п: «Кубанская обл., долина р. Теберды, 4200′, 20 VII 1905, Д. И. Литвинов» (LE!).

На склонах гор и в лесах от среднего до субальпийского горного пояса.

ЗК: Уруп.-Теб.; ЗЗ: Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю.Ос., Лори.

Юго-зап. Азия (сев.-вост. Турция).

33. *H.×litwinowianum* Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 263; id. 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 1071; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 269; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 39. — *H. ermaniense* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 469; id. 1960, Фл. СССР, 30 : 40. — *H. gothicifrons* (Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 39. — *H. sulphurelliforme* (Kozl. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 41. — *H. sulphurellum* (Kozl. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 41. (*H. prenanthoides*×*H. laevigatum*×*H. umbellatum*).

Т и п: «Caucasus, prov. Kuban, fontes fl. Teberda, ad viae margines, 2400 m, 11 VII 1905, D. I. Litwinow» (LE!).

В светлых лесах и на лугах в среднем и верхнем горных поясах.

ЗК: Уруп.-Теб.; ВК: Ассо-Арг.; ЦЗ: Карт.-Ю.Ос.

Эндемик.

Sect. 6. *Schmalhauseniana* Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 1075; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 10.

Т и п: *H. schmalhausenianum* Litw. et Zahn.

Растения во всех частях густо опушенные. Стебель в верхней части вильчато разветвленный, несущий 1—3 (4) шаровидные черные корзинки. Листья ланцетные, стеблеобъемлющие, негитаровидные. Листочки обертки до 12 мм дл., с густыми черными железистыми волосками и с небольшим количеством простых волосков.

34. *H. schmalhausenianum* Litw. et Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 326; Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 1075; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 266; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 10. — *H. atrocephalum* Schmalh. 1892, in Ber. Deutsch. Bot. Ges. 10 : 290. — *H. podkumokense* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 467; id. 1960, Фл. СССР, 30 : 23.

Т и п: «Кисловодск, по р. Ольховке, 3 VII 1886, И. Я. Акинфиев» (LE!).

По травянистым открытым склонам в нижнем горном поясе.

ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК: В. Кум., Малк.

Эндемик.

Sect. 7. *Foliosa* Peter, 1894, Pflanzenfam. 4, 5 : 384; Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 935; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 77. — Ser. *Foliosa* (Peter) Sell et West, 1975, Fl. Turk. 5 : 736.

Т и п: *H. virosum* Pall.

Растения без прикорневых листьев; стеблевые листья многочисленные, с широким, более-менее стеблеобъемлющим основанием, сизые или сизоватые, снизу с сетчатым, иногда нечетким жилкованием. Звездчатые волоски отсутствуют или имеются только на цветоносах и у основания листочков обертки. Листочки оберток без железистых и простых волосков, наружные прижатые или слегка оттопыренные.

35. *H. virosum* Pall. 1771, Reise, 1 : 501; Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 935; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 272; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 77; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4 : 406; H. W. Lack, 1977, Fl. Iran. 122 : 179.

Т и п: «In campis elatioribus prov. Isetensis, P. S. Pallas» (LE!).

В степях на песчаных почвах.

ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр., Тер.-Кум.; ВЗ: Алаз.-Агрич. (Шеки).

Центр., Вост., юго-вост. Европа, Зап., Вост. Сибирь, Дальн. Вост., Средн., Центр., юго-зап. Азия (?сев. Турция, сев. Иран).

Редко. В прошлом часто смешивался с *H. robustum* Fries и считался широко распространенным на Кавказе.

36. *H.×robustum* Fries, 1848, Nova Acta Reg. Soc. Sci. Uppsal. 14 : 193; Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 938; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 273; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 78; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4 : 407. (*H. virosum×H. umbellatum*).

Тип: «in provinciis Katharinoslaw et Poltawa. V. Haupt» (LE!).

В степях, по кустарникам и на склонах в горах.

ЗП: З. Ставр.; ЗК: Уруп.-Теб.; ЦК: В. Кум.; ВК: В. Сулак.; ЮЗ: Нах., Занг.

Центр., Вост., юго-вост. Европа, Зап., Вост. Сибирь, Дальн. Вост., Средн., Центр., ?юго-зап. Азия (сев. Турция, сев. Иран).

Sect. 8. *Sabauda* (Fries) G. Schneid. 1888, Deutsch. Bot. Monatsschr. 6, 8—9 : 121; Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 941, cum auct. Fries; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 81, cum auct. Fries. — Ser. *Accipitrina* (Koch) Fries IV. *Sabauda* Fries, 1862, Epicr. 127, stat. indef. — Ser. *Sabauda* (Fries) Sell et West, 1975, Fl. Turk. 5 : 744; — *H. sabaudum* L. group: P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4 : 409.

Тип: *H. sabaudum* L.

Растения обычно опушенные. Все листья стеблевые, многочисленные, иногда скученные в нижней половине стебля, с ровными или слегка утолщенными краями; верхние с округлым или сердцевидным основанием, иногда полустеблеобъемлющие. Листочки обертки тупые, прижатые, внешние иногда слегка оттопыренные, голые или с простыми и железистыми волосками. Язычки голые. Края альвеол общего цветоложа длиннобахромчато-зубчатые.

37. *H. sabaudum* L. 1753, Sp. Pl. 804; Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 942; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 273; P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk. 5 : 745; iid. 1976, Fl. Europ. 4 : 409. — *H. scabiosum* auct. non Sudre: Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 83, quoad pl. cauc.

Описан из Германии (Hb. Linn. 954/45).

На полянах и по опушкам сосновых и лиственных горных лесов.

ЗЗ: Абх., Адж.

Зап., Центр., юго-вост. Европа, юго-зап. Азия (сев. Турция).

38. *H. vagum* Jord. 1849, Cat. Jard. Grenoble : 21; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 85; P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk. 5 : 744; iid. 1976, Fl. Europ. 4 : 409. — *H. sabaudum* L. subsp. *vagum* (Jord.) Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 953. — *H. sublactucaceum* auct. non Zahn: Юксип, 1960, цит. соч.: 84.

Описан из Франции.

По опушкам лесов, на склонах и на лугах от нижнего до субальпийского пояса.

ЗК: Бело-Лаб.; СЗЗ: Туапс.-Адл.; ЗЗ: Абх., Рион.-Квир., Адж.; Т.

Зап., Центр., Южн., юго-вост. Европа, юго-зап. Азия (сев., сев.-зап. Турция).

39. *H. virgultorum* Jord. 1848, Cat. Jard. Dijon : 27; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 85; P. D. Sell a. C. West; 1976, Fl. Europ. 4 : 409. — *H. sabaudum* L. subsp. *virgultorum* (Jord.) Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 949.

Описан из Франции (Лион).

По опушкам лесов, на склонах и на лугах от нижнего до субальпийского горного пояса.

ЗК: Бело-Лаб.; СЗЗ: Пшад.-Джубг.; ЗЗ: Туапс.-Адл., Абх., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю.Ос.; Т.

Зап., Центр., Южн., юго-вост. Европа, ?юго-зап. Азия (сев. Турция).

40. *H. cincinnatum* Fries, 1862, Epicr. 131; Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 939, pro hybr.; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 273; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 26. — *H. virosiforme* Woronow et Zahn, 1912, Вестн. Тифл. Бот. сада, 22 : 35; Юксип, 1960, цит. соч.: 29. — *H. syreistschikovii* (Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 29.

Л е к т о т и п: «In valle Koschadara prov. Nachitschiwan. Julio, 1829, O. I. Szowitz» (LE!).

На склонах и по расщелинам скал в горах.

ВЗ: Караб.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Сев., Дар., Нах.; Т.

Юго-зап. Азия (сев.-вост. Турция, ? сев. Иран).

По нашему мнению, данный вид не является гибридогенным.

41. *H.×terekianum* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 33. — *H. pelagae* subsp. *terekianum* Litw. et Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 263; Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 1069. — *H. chlorochromum* (Sosn. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 25. — *H. pelagae* auct. non Deg.: Grossh. 1934, Фл. Кавк. 4 : 268. (*H. macrolepis×H. cincinnatum*?).

Т и п: «Caucasus, prov. Terek, in cacumine m. Beschtau pr. Piatigorsk, 4800′, 5 VII 1906, D. I. Litwinow» (LE!).

На горных лугах в среднем поясе.

ЗК: Уруп.-Теб.; ЦК: В. Кум.; ЗЗ: Инг.-Рион.

Эндемик.

С мнением Цана о том, что этот гибридогенный вид отвечает формуле *H. umbellatum×H. beschtavicum×H. simplicicaule*, трудно согласиться. Вероятно, в образовании данного вида участвовали *H. macrolepis* и какой-нибудь вид секции *Sabauda* — возможно, *H. cincinnatum*, с которым у этого гибрида имеется некоторое сходство по форме и характеру опушения обертки и расположению листьев на стебле.

S e c t. 9. *Umbellata* (Fries) Williams, 1902, Prodr. Fl. Brit. 3 : 83; Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 907, cum auct. Fries; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 87, cum auct. Fries. — Ser. *Accipitrina* (Koch) Fries V. *Umbellata* Fries, 1862, Epicr. 132, stat. indef. — Ser. *Umbellata* (Fries) Sell et West, 1975, Fl. Turk. 5 : 745.

Т и п: *H. umbellatum* L.

Все листья стеблевые, не стеблеобъемлющие, с завернутыми книзу краями. Соцветие метельчатое, в верхней части часто зонтиковидное. Листочки обычно голые, оттопыренные. Язычки голые. Семянки обычно черные.

42. *H. umbellatum* L., 1753, Sp. Pl. 804; Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 907; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 272; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 90, excl. syn. *H. turfosum* Kem.-Nath.; P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk. 5 : 746; iid. 1976, Fl. Europ. 4 : 409.

Описан из Европы.

От нижнего до альпийского пояса в светлых лесах, по опушкам леса, по склонам и в степях. Обычно.

По-видимому, во всех районах (за исключением полупустынь).

Умеренные области северного полушария.

43. *H.×latifolium* Froehl. ex Link, 1822, Enum. Horti Berol. Alt. 2 : 287; Fries, 1862, Epicr. 135, cum auct. Spreng.; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4 : 406. (*H. umbellatum×H. sabaudum*?).

Описан из Пиренеев.

По опушкам лесов.

ЗЗ: Туапс.-Адл., Абх., Рион.-Квир., Адж.

Центр., Южн. Европа.

Ранее для СССР не приводился.

S e c t. 10. *Tridentata* (Fries) G. Schneid. 1888, Deutsch. Bot. Monatsschr. 6, 8—9 : 121; Zahn, 1921, Pflanzenreich, 77, 4, 280 : 856, cum auct. Fries; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 91, cum auct. Fries. — Ser. *Tridentata* (Fries) Sell et West, 1975, Fl. Turk. 5 : 746. — *H. laevigatum* Willd. group: P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4 : 410.

Т и п: *H. tridentatum* (Fries) Fries.

Растения малоопушенные. Розеточных листьев 0—2, стеблевые многочисленные, равномерно распределенные по стеблю, не бывают стеблеобъемлющими и обычно суженные к основанию. Язычки голые. Края альвеол общего цветоложа зубчатые. Семянки темно-коричневые или черные.

44. *H. laevigatum* Willd. 1803, Sp. Pl. 3, 3 : 1590; Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 893; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 271; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 105; P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk. 5 : 746; iid. 1976; Fl. Europ. 4 : 410. — *H. turfosum* Kem.-Nath. 1953, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 17 : 130. — *H. acrifolium* Dahlst. var. *bodyschense* Zahn, 1911, Вестн. Тифл. бот. сада, 21 : 10; Юксип, 1960, цит. соч.: 96. — ?*H. kuderense* (Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 57. — *H. levigans* (Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 102. — *H. rigidum* auct. non Hartm.: Juxip, 1960, цит. соч. : 111, quoad pl. cauc.

Т и п: «Hort. bot. Berol. Willdenow» (B, foto — LE!).

По опушкам лесов и среди кустарников, в горах от нижнего до субальпийского пояса.

ЗК: Уруп.-Теб.; ЦК: В. Тер.; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур.; ЗЗ: Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори.

Европа, Зап. и Вост. Сибирь, юго-зап. Азия (сев.-вост. Турция).

45. *H. tridentatum* (Fries) Fries, 1862, Epicr. 116; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 102; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4 : 410. — *H. vulgatum* var. *tridentatum* Fries, 1819, Nov. Fl. Seuc. Mant. ed. 1 : 187. — *H. laevigatum* subsp. *tridentatum* (Fries) Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 866.

Описан из Швеции.

45a. *H. tridentatum* subsp. *tridentatum*. — *H. dechyi* (Kozl. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 104. — *H. flocciparum* (Schelk. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 106. — *H. lancidens* (Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 101. — *H. lissolepium* auct. non Zahn: Juxip, 1960, цит. соч. : 103, quoad pl. cauc.

По опушкам лесов в среднем горном поясе. Редко.

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич. (г. Борбало), Мург.-Муровд.

Европа.

Указанное распространение на Кавказе неполное, так как на некоторых гербарных листах имеется только надпись «Кавказ» без точного указания местообитания.

45b. *H. tridentatum* subsp. *kubanicum* Litw. et Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 240; Zahn. 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 879. — *H. kubanicum* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 104.

Т и п: «Caucasus, prov. Kuban, in valle fl. Teberda, in pineto denso, 1400 m, 18 VII 1905, D. I. Litwinow» (TBM!, iso — LE!).

ЗК: Уруп.-Теб.

Эндемик.

46. *H.×macroligodes* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 101. — *H. laevigatum* subsp. *macroligodes* Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 891. — *H. goriense* (Kozl. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 95. (*H. tridentatum*×*H. umbellatum*).

Т и п: «Svanetia, ad fl. Nakra, 18 aug. 1890, S. Sommier et E. Levier» (FI, icon — LE!).

В горных лесах.

ЗЗ: Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Эндемик.

47. *H. caucasiense* Arv.-Touv. 1899, in Lipsky, Тр. Тифл. бот. сада, 4 : 375; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 42. — *H. muricellum* subsp. *caucasiense* (Arv.-Touv.) Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 1063.

Т и п: «Пятигорск, вершина г. Бештау, 23 VI 1896, Д. И. Литвинов» (LE!).

ЦК: В. Кум.

Эндемик.

Цан предполагает, что данный вид является гибридом *H. sparsum*×*H. laevi-*

gatum, однако более вероятно, что *H. caucasiense* не является гибридогенным видом.

48. *H.×biebersteinii* Litw. et Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 260; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 49. — *H. callichlorum* Litw. et Zahn, 1907, l. c.: 264; Юксип, 1960, цит. соч.: 44. — *H. acutangulum* (Kozl. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 48. — *H. beschtavicum* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 47. — *H. kochtanum* (Kozl. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 49. — *H. sobrinatum* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч. : 66. — *H. tzagwerianum* (Kozl. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 48. (*H. tridentatum×H.×erythrocarpum*).

Тип: «Caucasus, prov. Kuban, in subalpinis ad fontes fl. Teberda ad vias, 2530—2660 m, 10—15 VI 1905, D. I. Litwinow» (LE!).

По опушкам лесов и лугам от среднего до субальпийского пояса.

ЗК: Уруп.-Теб.; ЦК: В. Кум., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. Эндемик.

Из состава кавказских ястребинок исключены виды *H. auratum* Fries и *H. praticola* Sudre, которые ранее ошибочно указывались для данной территории.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 16 VIII 1988.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.271 (574.2)

Б. Ф. Свириденко, Т. В. Свириденко

ХАРОВЫЕ ВОДОРОСЛИ (*CHAROPHYTA*) СЕВЕРНОГО КАЗАХСТАНА

B. F. SVIRIDENKO, T. V. SVIRIDENKO.
CHAROIC ALGAE (*CHAROPHYTA*) OF THE NORTHERN KAZAKHSTAN

Сообщаются новые данные о местонахождениях, экологии и ценотической роли 16 видов харовых водорослей в 3 северных областях Казахской ССР.

Большое значение харовых водорослей в формировании растительного покрова североказахстанских водоемов отметил П. П. Поляков еще в 1933 г., однако до настоящего времени эта группа растений остается слабо изученной в регионе. Первые сообщения о видовом составе харофитов находим в работе М. М. Голлербаха (1940), где в целом для Верхнетобольского и Иртышского районов, принятых во «Флоре СССР» (1934), приведены 25 местонахождений 10 видов: *Nitella gracilis* (Smith) Ag., *N. hyalina* (DC.) Ag., *Chara ceratophylla* Wallr. (=*Ch. tomentosa* L.), *Ch. contraria* A. Br., *Ch. crinita* Wallr. (=*Ch. canescens* Desv. et Lois.), *Ch. delicatula* Ag., *Ch. foetida* A. Br. (=*Ch. vulgaris* L. emend. Wallr.), *Ch. fragilis* Desv., *Ch. kirghisorum* Lessing emend. Hollerb., *Ch. sibirica* Mig. (=*Ch. altaica* A. Br. emend. Hollerb.).

Исследуя растительность оз. Боровое Кокчетавской обл., Л. А. Демченко (1948) обнаружила 3 вида: *Chara aspera* Deth. ex Willd., *Ch. fragilis* и *Ch. strigosa* A. Br. Позднее К. В. Доброхотова (1953) вновь упоминает об этих находках и дополнительно приводит местонахождение *Ch. kirghisorum* в Наурзумском заповеднике на юге Кустанайской обл.

Единичные местонахождения харовых водорослей указывает В. М. Катанская (1970, 1975) в описаниях растительности озер Северного Казахстана. Согласно цитируемым работам, в равнинных озерах автором были отмечены 3 вида: *Chara canescens* — в озере, расположенном в лесном массиве Аманкарагай (Кустанайская обл.), *Ch. tomentosa* — в оз. Тенгиз (Кустанайская обл.) и *Ch. fragilis* — в Павлодарской обл. (водоем не указан). В статье упоминается также *Ch. vulgaris*, но ни одно местонахождение этого вида в Северном Казахстане не приведено. Для горных озер Кокчетавской обл. указаны 5 видов: *Chara aspera* и *Ch. connivens* Salzm. ex A. Br., найденные в оз. Котырколь, *Ch. fragilis* и *Ch. tenuispina* A. Br. из оз. Боровое, и *Ch. jubata* A. Br. (=*Ch. filiformis* Hertzsch) из оз. Жаксы.

Наконец, в известной сводке по харовым водорослям СССР М. М. Голлербаха и Л. К. Красавиной (1983) приведены местонахождения 2 видов из Кокчетавской обл.: *Chara locuples* Hollerb. (озера Котуркуль и Большое Чебачье) и *Ch. muscosa* Gr. et B.-W. (оз. Джайнак).

Обобщая литературные материалы, можно отметить, что в Северном Казахстане известно 17 видов харовых водорослей из 30 пунктов.

При изучении водной макрофитной растительности Северо-Казахстанской, Кустанайской и Кокчетавской областей, проведенном в 1982—1988 гг., нами было обнаружено 16 видов харовых в 23 разнотипных водоемах, причём большинство местонахождений ранее не были известны. Всего в ходе работы обследовано около 70 озер, 3 основных водохранилища (Сергеевское, Каратомарское и Верхнетобольское), участки рек Ишим, Тобол, Убаган, Камысакты и некоторые временно существующие водоемы. В геоморфологическом отношении район исследований охватывает Кокчетавскую возвышенность, юго-западную окраину Западно-Сибирской равнины и север Тургайского плато. Котловины большинства равнинных озер относятся к экзогенным типам, в эндогенных котловинах расположены озера Кокчетавской возвышенности: Большое Чебачье, Щучье, Боровое, Имантау, Зеренда, Жаксы-Жалгызтоу.

Флористические сборы сопровождались визуальным описанием грунтов (Бахман и др., 1965), измерением активной реакции воды по колориметрической шкале pH. Лабораторный анализ образцов воды, выполненный по соответствующим методикам (Алекин, 1959; Руководство . . ., 1977; Унифицированные методы . . ., 1978), позволил определить химический состав растворенных солей, минерализацию и общую жесткость в местообитаниях видов. Дополнительно были использованы опубликованные сведения о гидрохимии некоторых озер (Форш, 1963; Григорьева, Фокина, 1973).

Приводим местонахождения и экологическую характеристику обнаруженных нами видов. В статье принята новая отечественная таксономия харовых водорослей (Голлербах, Красавина, 1983). Названия озер даны по справочнику (Филонец, Омаров, 1974).

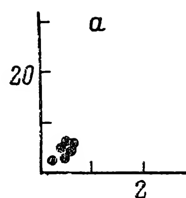
1. *Tolypella prolifera* (A. Br.) Leonh. Северо-Казахстанская обл., оз. Большой Тарангул, разреженно, 20 VII 1985; окр. г. Петропавловска, временные водоемы в левобережной пойме р. Ишим, разреженно, 25 VII 1985; там же, массово, 10 IX 1985; Кокчетавская обл., лагуны по северо-западному берегу оз. Жаксы-Жалгызтоу (Арыкбалыкский р-н), разреженно, 17 VII 1986. В гидрокарбонатно-натриевых и гидрокарбонатно-кальциевых водах, pH 7.2—8.0, общая жесткость 2.8—6.0 мг-экв/л, минерализация 0.3—0.6 г/л (см. рисунок, *а*); на тонкодетритных серых и темно-серых илах, песке, глине, почвогрунтах; глубина до 0.9 м.

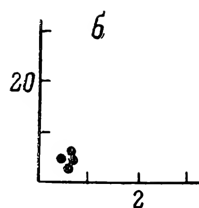
2. *Nitella flexilis* (L.) Ag. Кокчетавская обл., оз. Щучье, западная часть, разреженно, 24 VII 1986. В гидрокарбонатно-кальциевой воде, pH 7.2—8.6, общая жесткость 2.3—2.8 мг-экв/л, минерализация 0.3 г/л; на тонкодетритных серых илах; глубина 2.0—7.0 м.

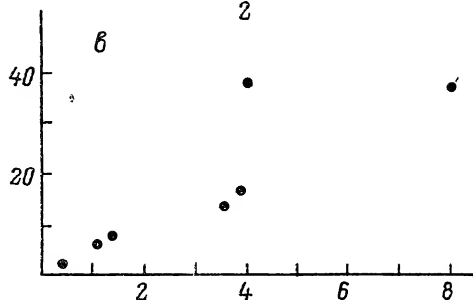
3. *N. hyalina* (D. C.) Ag. Кустанайская обл., Верхнетобольское водохранилище, верхняя часть, разреженно, 27 VIII 1982; Северо-Казахстанская обл., оз. Большой Тарангул, массово, 21 VIII 1983; там же, единично, 20 VII 1984. В гидрокарбонатно-натриевых и хлоридно-натриевых водах, pH 7.6—8.4, общая жесткость 3.5—5.7 мг-экв/л, минерализация 0.5—0.7 г/л (см. рисунок, *б*); на песке, глине, тонкодетритных серых илах; глубина до 1.7 м.

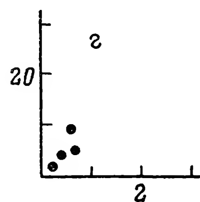
4. *Nitellopsis obtusa* (Desv. in Lois) Gr. Кокчетавская обл., оз. Боровое (Щучинский р-н), массово, 31 VII 1986. В гидрокарбонатно-кальциевой воде, pH 7.2—7.6, общая жесткость 2.7 мг-экв/л, минерализация 0.3 г/л; на тонкодетритных черных илах, заиленном песке; глубина 0.4—2.5 м.

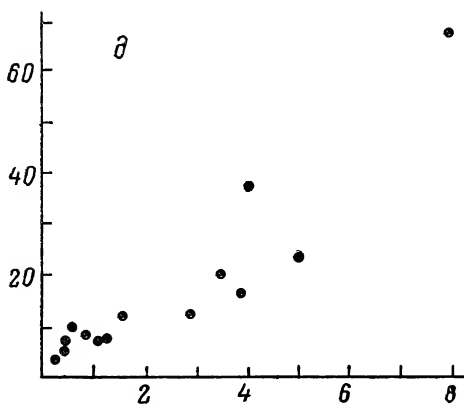
5. *Chara altaica* A. Br. emend. Hollerb. Северо-Казахстанская обл., лагуны по западному берегу оз. Малый Тарангул, массово, 30 VII 1982; оз. Лебяжье (Соколовский р-н), массово, 2 VII 1986; Кустанайская обл., оз. Жаксы-Алаколь (Тарановский р-н), массово, 25 VII 1983; Кокчетавская обл., лагуны по западному берегу оз. Зеренда, массово, 21 VII 1986; лагуны по северному берегу оз. Большое Чебачье, разреженно, 29 VII 1986. В хлоридно-натриевых, иногда в гидрокарбонатно-натриевых и гидрокарбонатно-кальциевых водах, pH 7.2—

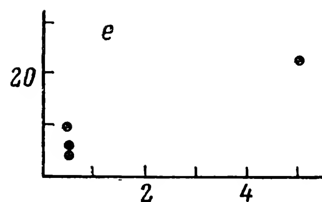

а
20
2


б
20
2

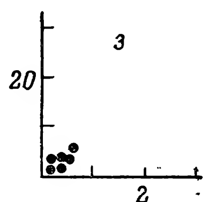

в
40
20
2
4
6
8

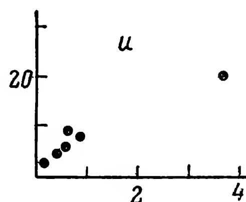

г
20
2

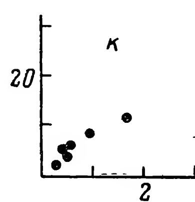

д
60
40
20
2
4
6
8

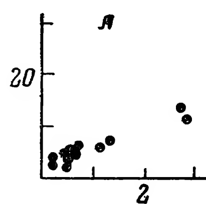

е
20
2
4

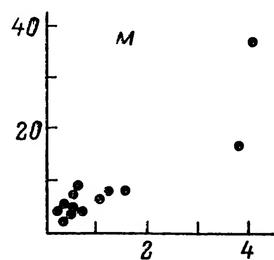

ж
20
2


з
20
2


и
20
2
4


к
20
2


л
20
2


м
40
20
2
4

8.6, общая жесткость 3.2—37.3 мг-экв/л, минерализация 0.5—8.0 г/л (см. рисунок; *в*); на тонкодетритных серых илах и заиленном песке; глубина до 0.3 м.

6. *Ch. aspera* Deth. ex Willd. Северо-Казахстанская обл., оз. Большой Тарангул, массово, 20 VIII 1983; там же, единично, 16 VII 1984; оз. Большое Пеньково (Соколовский р-н), единично, 7 X 1984; Кокчетавская обл., оз. Большое Чебачье, северо-восточная часть, массово, 26 VII 1986. В гидрокарбонатно-кальциевых, гидрокарбонатно-натриевых и хлоридно-натриевых водах, pH 7.2—8.2, общая жесткость 1.7—9.3 мг-экв/л, минерализация 0.3—0.7 г/л (см. рисунок, *г*); на тонкодетритных серых илах, песке, щебне; глубина до 5.0 м.

7. *Ch. canescens* Desv. et Lois. Северо-Казахстанская обл., лагуны по западному берегу оз. Малый Тарангул, массово, 27 VII 1982; оз. Большой Тарангул, единично, 20 VII 1985; оз. Половинное (Булаевский р-н), единично, 13 VIII 1985; Кустанайская обл., оз. Улькенборли (Комсомольский р-н), массово, 29 VII 1983; оз. Сор (Орджоникидзевский р-н), разреженно, 13 VII 1985; Кокчетавская обл., оз. Имантау, разреженно, 16 VII 1986; оз. Зеренда, массово, 21 VII 1986. В хлоридно-натриевых, иногда в гидрокарбонатно-натриевых водах, pH 7.2—9.2, общая жесткость 2.8—67.1 мг-экв/л, минерализация 0.3—8.0 г/л (см. рисунок, *д*); на тонкодетритных серых, темно-серых и черных илах, песке; глубина до 1.0 м.

8. *Ch. contraria* A. Br. Северо-Казахстанская обл., оз. Большой Тарангул в устье р. Камысакты, массово, 11 VII 1984; р. Камысакты в 3 км выше устья, массово, 20 VII 1985; оз. Половинное, единично, 13 VIII 1985; Кокчетавская обл., оз. Большое Чебачье, западная часть, разреженно, 29 VII 1986. В гидрокарбонатно-кальциевых, гидрокарбонатно-натриевых и хлоридно-натриевых водах, pH 7.2—8.0, общая жесткость 3.4—23.2 мг-экв/л, минерализация 0.5—5.1 г/л (см. рисунок, *е*); на тонкодетритных серых и темно-серых илах; глубина до 0.6 м.

9. *Ch. fragilis* Desv. Северо-Казахстанская обл., оз. Большой Тарангул, разреженно, 18 VII 1982; там же, массово, 24 VIII 1983; там же, массово, 16 VI 1984; р. Камысакты в 3 км выше устья, массово, 11 VII 1984; оз. Пестрое в окр. г. Петропавловска, массово, 10 VIII 1988; Кустанайская обл., оз. Жаркаин (Ленинский р-н), единично, 13 VIII 1983; Кокчетавская обл., лагуны по западному берегу оз. Жаксы-Жалгызтоу, массово, 17 VII 1986; оз. Зеренда, южная часть, разреженно, 20 VII 1986; оз. Боровое, массово, 2 VIII 1986. В гидрокарбонатно-кальциевых, гидрокарбонатно-натриевых и хлоридно-натриевых водах, pH 7.2—9.2, общая жесткость 1.5—12.1 мг-экв/л, минерализация 0.3—2.8 г/л (см. рисунок, *ж*); на тонкодетритных серых, темно-серых и черных илах, песке; глубина до 3.0 м.

10. *Ch. kirghisorum* Lessing emend. Hollerb. Кокчетавская обл., оз. Жаксы-Жалгызтоу, северная часть, массово, 17 VII 1986; оз. Большое Чебачье, восточная и юго-западная части, массово, 28—30 VII 1986; оз. Щучье, массово, 24 VII 1986. В гидрокарбонатно-кальциевых и гидрокарбонатно-натриевых водах, pH 7.2—8.7, общая жесткость 2.3—6.0 мг-экв/л, минерализация 0.2—0.7 г/л (см. рисунок, *з*); на тонкодетритных серых илах, песке, гравии, камнях; глубина 2.0—7.0 м.

11. *Ch. locuples* Hollerb. Кокчетавская обл., озера Боровое и Большое Чебачье, единично, 30 VII—2 VIII 1986. В гидрокарбонатно-кальциевой воде, pH 7.2—8.2, общая жесткость 2.3—2.9 мг-экв/л, минерализация 0.3—0.5 г/л; на грубодетритных илах; глубина 1.5—3.0 м.

Экологические арсалы.

а — *Tolypella prolifera*, *б* — *Nitella hyalina*, *в* — *Chara altaica*, *г* — *Ch. aspera*, *д* — *Ch. canescens*, *е* — *Ch. contraria*, *ж* — *Ch. fragilis*, *з* — *Ch. kirghisorum*, *и* — *Ch. neglecta*, *к* — *Ch. schaffneri*, *л* — *Ch. tomentosa*, *м* — *Ch. vulgaris*. По оси абсцисс — минерализация, г/л; по оси ординат — общая жесткость, мг-экв/л. Каждая точка на рисунке показывает величину минерализации и общей жесткости воды в одном конкретном местообитании вида.

12. *Ch. neglecta* Hollerb. Кустанайская обл., оз. Улькенборли, массово, 29 VII 1983; Северо-Казахстанская обл., оз. Большой Тарангул, единично, 20 VII 1985; Кокчетавская обл., оз. Имантау, северная часть, единично, 14 VII 1986; оз. Жаксы-Жалгызтоу, единично, 16 VII 1986. В хлоридно-натриевых и гидрокарбонатно-натриевых водах, pH 7.2—8.4, общая жесткость 2.8—19.8 мг-экв/л, минерализация 0.3—3.6 г/л (см. рисунок, *и*); на тонкодетритных серых и темно-серых илах, песке; глубина до 0.6 м.

13. *Ch. schaffneri* (A. Br.) T. F. Allen. Кустанайская обл., оз. Речное (Ленинский р-н), единично, 12 VIII 1983; Северо-Казахстанская обл., временный водоем в 1 км восточнее оз. Половинное, единично, 7 VII 1985; Кокчетавская обл., оз. Имантау, северная часть, единично, 14 VII 1986; лагуны по западному берегу оз. Жаксы-Жалгызтоу, массово, 17 VII 1986. В гидрокарбонатно-натриевых и хлоридно-натриевых водах, pH 7.2—8.0, общая жесткость 2.8—11.2 мг-экв/л, минерализация 0.3—1.7 г/л (см. рисунок, *к*); на тонкодетритных темно-серых и черных илах, заиленном песке; глубина до 0.4 м.

14. *Ch. tenuispina* A. Br. Северо-Казахстанская обл., оз. Большой Тарангул, массово, 20 VII 1985; Кокчетавская обл., оз. Имантау, северная часть, разреженно, 14 VII 1986. В хлоридно-натриевых и гидрокарбонатно-натриевых водах, pH 7.2—8.0, общая жесткость 3.9—9.3 мг-экв/л, минерализация 0.5—0.9 г/л; на тонкодетритных серых и темно-серых илах, песке; глубина до 0.4 м.

15. *Ch. tomentosa* L. Кустанайская обл., Верхнетобольское водохранилище, верхняя часть, разреженно, 28 VIII 1982; там же, разреженно, 19 VII 1983; там же, единично, 12 VII 1985; оз. Сасыкколь (Комсомольский р-н), массово, 31 VII 1983; оз. Жаркаин, массово, 13 VIII 1983; Кокчетавская обл., оз. Зеренда, разреженно, 20 VII 1986; озера Щучье и Большое Чебачье, массово, 24—29 VII 1986. В гидрокарбонатно-кальциевых, гидрокарбонатно-натриевых и хлоридно-натриевых водах, pH 7.2—9.2, общая жесткость 2.3—13.2 мг-экв/л, минерализация 0.2—2.8 г/л (см. рисунок, *л*); на тонкодетритных и грубодетритных илах, торфе, песке; глубина до 5.0 м.

16. *Ch. vulgaris* L. emend. Wallr. Северо-Казахстанская обл., оз. Малый Тарангул, разреженно, 30 VI 1982; оз. Большой Тарангул, массово, 20 VII 1985; окр. г. Петропавловска, временные водоемы в пойме р. Ишим, массово, 25 VII 1985; Кустанайская обл., оз. Большой Аксуат (Семиозерный р-н), массово, 8 VIII 1982; Верхнетобольское водохранилище, Котюбокский плес, единично, 19 VII 1983; там же, единично, 15 VII 1985; оз. Жаксы-Алаколь, массово, 25 VII 1983; оз. Койбагар (Карасуский р-н), единично, 6 VIII 1983; Кокчетавская обл., оз. Жаксы-Жалгызтоу, в устье р. Карасу, массово, 16 VII 1986; оз. Зеренда, разреженно, 21 VII 1986. В хлоридно-натриевых и гидрокарбонатно-натриевых водах, pH 7.2—8.4, общая жесткость 2.8—37.3 мг-экв/л, минерализация 0.3—4.1 г/л (см. рисунок, *м*); на песке, тонкодетритных серых, темно-серых илах, глине; глубина до 1.5 м.

Из приведенного списка новыми для Казахстана видами являются *Tolypella prolifera* и *Nitella flexilis*. Впервые в Северном Казахстане отмечены *Nitellopsis obtusa*, *Chara neglecta* и *Ch. schaffneri*. Общий список харовых водорослей Северного Казахстана включает 22 вида из 4 родов: *Nitella* Ag. emend. A. Br., Leonh. — 3 вида, *Tolypella* (A. Br.) A. Br. — 1, *Nitellopsis* Hy — 1, *Chara* L. — 17 видов. Не были обнаружены указанные для рассматриваемой территории другими авторами *Nitella gracilis*, *Chara delicatula*, *Ch. strigosa*, *Ch. connivens*, *Ch. filiformis*, *Ch. muscosa*. В первую очередь требуют уточнения ранние сообщения о находках *Ch. strigosa* и *Ch. filiformis*, географическое распространение которых ограничено северо-западом Европы (Голлербах, Красавина, 1983).

Харовые водоросли Северного Казахстана входят в состав пресноводного флористического комплекса, распространенного здесь в водах с минерализацией до 8—15 г/л (Свириденко, 1987). К типично пресноводной группе комплекса можно отнести *Tolypella prolifera*, *Nitella flexilis*, *N. hyalina*, *Nitellopsis obtusa*,

Chara aspera, *Ch. kirghisorum*, *Ch. locuples*, *Ch. tenuispina*, обитающих преимущественно в гидрокарбонатно-кальциевых и гидрокарбонатно-натриевых водах с минерализацией до 1 г/л. В условно-пресноводную группу видов, найденных в гидрокарбонатно-кальциевых, гидрокарбонатно-натриевых, а также в гидрокарбонатно-магниевых, сульфатно-натриевых или хлоридно-натриевых водах с минерализацией до 2—3 г/л, отнесены *Ch. fragilis*, *Ch. schaffneri*, *Ch. tomentosa*. К слабосолоновато-пресноводной группе принадлежат *Ch. altaica*, *Ch. canescens*, *Ch. contraria*, *Ch. neglecta*, *Ch. vulgaris*, отмеченные в разнообразных по составу водах с минерализацией до 5—8 г/л.

Большинство харовых развивается на тонкодетритных илах и песках, составляя группу псаммопелофилов. Типичными псаммопелофилами являются, например, *Tolypella prolifera* и *Chara canescens*. Литопелофилами можно считать *Ch. kirghisorum* и *Ch. aspera*, поселяющихся как на илах, так и на грунтах с преобладанием крупнообломочных минеральных частиц. Такой вид, как *Chara locuples*, обнаруживающий связь с грубодетритными илистыми грунтами, вероятно, следует отнести к группе детритобионтов. Эвриэдафил *Chara tomentosa* способен существовать в пределах наиболее широкого спектра грунтовых типов.

Максимальная глубина распространения харовых достигает 7.0 м. В связи с малой прозрачностью поверхностных вод юга Западно-Сибирской равнины большинство видов обитает на мелководьях с глубинами до 0.3—1.0 м. Расселение популяций некоторых видов не выходит за пределы мелководий даже в том случае, когда прозрачность воды равна нескольким метрам. Так, *Tolypella prolifera* растет в хорошо прогреваемых и защищенных от сильной волновой деятельности лагунах, не проникая на глубину более 0.9 м. Другие виды, в том числе *Nitella hyalina*, *Chara aspera*, *Ch. fragilis* и *Ch. tomentosa*, способны занимать экотопы с глубинами до 1.7—5.0 м. Напротив, *Nitella flexilis* и *Chara kirghisorum*, не растущие на мелководьях, распространены в озерах Кокчетавской возвышенности в изобатном диапазоне 2.0—7.0 м.

Определенный интерес представляет анализ ценотической роли харовых водорослей, выполненный на основе фитоценотипических систем Л. Г. Раменского (1971) и Т. А. Работнова (1978). Известно, что харовые отличаются слабой конкурентной способностью в сравнении с высшими водными растениями (Доброхотова, 1953). В Северном Казахстане эти водоросли обычно занимают экотопы, свободные от длительно существующих ценозов цветковых гидрофитов. Большинство видов, как было показано ранее (Свириденко, Свириденко, 1985), проявляют свойства эксплерентов и входят в состав временных растительных группировок (проценозов), широко распространенных на периодически пересыхающих участках акваторий озер и рек. Массовое развитие харовых нередко происходит в прудах и каналах, имеющих связь с естественными водоемами. Флористический состав проценозов, в которых были отмечены харовые водоросли, представлен 1—25 видами водных макрофитов. Из цветковых растений в сложении временных группировок участвуют *Alisma gramineum* Lej., *Potamogeton perfoliatus* L., *P. pectinatus* L., *P. lucens* L., *P. friesii* Rupr., *P. berchtoldii* Fieb., *Myriophyllum spicatum* L., *Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach, *Najas marina* L., *Zannichellia palustris* L., *Lemna trisulca* L. и другие виды в различных сочетаниях. На грунте и макрофитах в таких группировках нередко развиваются *Cladophora glomerata* (L.) Kütz. и *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link.

К числу харофитов-эксплерентов относятся *Tolypella prolifera*, *Nitella hyalina*, *Chara altaica*, *Ch. aspera*, *Ch. canescens*, *Ch. contraria*, *Ch. neglecta*, *Ch. schaffneri*, *Ch. tenuispina*, *Ch. vulgaris*. Некоторые из этих водорослей, например *Nitella hyalina*, *Chara altaica*, *Ch. aspera*, *Ch. canescens*, *Ch. vulgaris*, способны формировать одновидовые проценозы. Продолжительность существования временных группировок редко превышает 1—2 вегетационных сезона. В такие годы продукция органического вещества харовых может составлять существенную часть в общем продукционном балансе водоемов, однако в последующие

сезоны в ходе формирования растительности харовые водоросли вытесняются цветковыми гидрофитами.

В длительно существующих фитоценозах, развивающихся преимущественно в озерах с относительно стабильным гидрологическим режимом, отмечены *Nitellopsis obtusa*, *Chara tomentosa*, *Ch. fragilis*, *Ch. kirghisorum*, *Ch. locuples*, *Nitella flexilis*. Первые 4 вида способны выступать эдификаторами на уровне патиентов, создавая одновидовые или (совместно с высшими гидрофитами) маловидовые устойчивые сообщества. Эти харовые водоросли оказывают большое средообразующее влияние на экосистемы олиготрофных и дистрофных озер Северного Казахстана в качестве главных продуцентов органического вещества, определяющих процессы трансформации донных отложений и химического состава воды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алекин О. А. Методы исследования физических свойств и химического состава воды // Жизнь пресных вод СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Т. 4, ч. 2. С. 213—300. — *Бахман В. И., Овсянникова К. А., Вадковская А. Д.* Методика анализа лечебных грязей (пелоидов). М.: Изд-во ЦНИИ курортологии и физиотерапии, 1965. 142 с. — *Голлербах М. М.* Современное состояние изученности флоры харовых водорослей СССР // Сов. ботан. 1940. № 3. С. 77—86. — *Голлербах М. М., Красавина Л. К.* Определитель пресноводных водорослей СССР. Харовые водоросли — *Charophyta*. Л.: Наука, 1983. Вып. 14. 190 с. — *Григорьева Э. Н., Фокина А. С.* Физико-химическое и гидробиологическое состояние водоемов Северного Казахстана // Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1973. С. 55—57. — *Демченко Л. А.* Водная растительность оз. Борового // Тр. Гос. заповедника «Боровое». Алма-Ата, 1948. Вып. 1. С. 52—61. — *Доброхотова К. В.* Харовые водоросли в ценозах гидромакрофитов // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. 1953. Т. 5. С. 258—263. — *Катанская В. М.* Растительность степных озер Северного Казахстана и сопредельных с ним территорий // Озера семиаридной зоны СССР. Л.: Наука, 1970. С. 92—135. — *Катанская В. М.* Водная растительность озер равнинного Казахстана в связи с внутривековой изменчивостью их состояния // Озера Казахстана и Киргизии и их история. Л.: Наука, 1975. С. 216—228. — *Поляков П. П.* Макрофлора // Справочник по водным ресурсам СССР. Л.: Изд-во Гос. гидролог. ин-та, 1933. Т. 13, гл. 4. С. 44—48. — *Работнов Т. А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 384 с. — *Раменский Л. Г.* Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. 334 с. — *Руководство* по химическому анализу поверхностных вод суши. Л.: Гидрометеоиздат, 1977. 541 с. — *Свириденко Б. Ф.* Водные макрофиты Северо-Казахстанской и Кустанайской областей (видовой состав, экология, продуктивность): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Томск, 1987. 17 с. — *Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В.* Харовые водоросли (*Charophyta*) во флоре Северо-Казахстанской и Кустанайской областей. Алма-Ата, 1985. 22 с. Деп. в КазНИИНТИ 12.06.85, № 990. — *Унифицированные методы* анализа вод СССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1978. Вып. 1. 445 с. — *Филонец П. П., Омаров Т. Р.* Озера Северного, Западного и Восточного Казахстана. Справочник. Л.: Географгиз, 1974. 139 с. — *Флора* СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Т. 1. 302 с. — *Форш Т. Б.* Гидрохимическая характеристика озер Северного Казахстана в связи с условиями их существования // Озера полуаридной зоны. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 75—117.

Петропавловский педагогический институт,
Северо-Казахстанская лаборатория
Казахского научно-производственного
объединения рыбного хозяйства,
Петропавловск.

Получено 5 V 1989.

УДК 581.9 (470.333) © Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 4

Э. М. Величкин, Н. А. Булохова

О НЕКОТОРЫХ НОВЫХ И РЕДКИХ ДЛЯ БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ ВИДАХ РАСТЕНИЙ

E. M. VELICHKIN, N. A. BULOKHOVA.
ON SOME NEW AND RARE FOR THE BRYANSK REGION PLANT SPECIES

Приводятся новые данные о распространении редких растений. Впервые для флоры средней полосы европейской части СССР достоверно указана *Nasturtium officinale*.

В 1983—1988 гг. при изучении растительности и флоры Брянской обл. были собраны довольно редкие растения. Ниже приводятся наиболее интересные флористические находки, гербарные образцы которых хранятся на кафедре ботаники Брянского педагогического института. Названия видов даны по сводке «Сосудистые растения СССР» (Черепанов, 1981).

Nasturtium officinale (L.) R. Br. Погарский р-н, пос. Марковск.

Этот вид, как отмечено во «Флоре» П. Ф. Маевского (1964), относится к числу самых редких растений и, возможно, приводится по ошибке многими авторами. Указания на распространение вида в Ярославской, Орловской, Московской обл. недостоверны. В. Н. Хитрово (1907), по сборам Д. Святского, указал местонахождение этого растения в ручье Пъявичи, ст. Брасово (ныне Брасовский р-н). Повторить сборы никому не удалось.

В 1983 г. растение было обнаружено нами по ручью у пос. Марковск. Повторные сборы сделаны в 1986 г. (А. Д. Булохов). Ручей протекает по днищу балки, начало ему дает родник. На отрезке 250—300 м жеруха лекарственная растет по ручью в изобилии и создает белый аспект. Вместе с ней растут *Scrophularia umbrosa* Dumort., *Epilobium parviflorum* Schreb. Отмеченное нами местонахождение является самым северным в средней полосе европейской части СССР.

Phyteuma nigrum F. W. Schmidt. Севский р-н, хутор Зеленинский, кв. 9 Первомайского лесничества.

Это пока единственное местонахождение вида на территории области. Сборы сделаны на лесной опушке, в нижней части склона. На площадке в 100 м^2 отмечено 4 экземпляра. Вместе с ним найдены *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl, *Trisetum flavescens* (L.) Beauv., *Melandrium dioicum* (L.) Coss. et Germ., *Helictotrichon pubescens* (Hunds.) Pilg.

Lindernia procumbens (Krock.) Borb. (*L. pyxidaria* L. p. p.). Жуковский р-н, с. Гостиловка, в пойме р. Десны, вдоль берега оз. Ореховое, на сырой, илистой почве.

Отмечен для Брянской обл. впервые.

Neottianthe cucullata (L.) Schlechter. Навлинский р-н, в сосняке-зеленомошнике. На участке в 10 м^2 обнаружено 12 цветущих экземпляров и 5 в вегетативном состоянии. Характерно присутствие довольно редкого вида *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mark.

Carex humilis Leys. Комаричский р-н, с. Хлебтово, по крутым склонам южной экспозиции.

Растет отдельными дернинками совместно с группой лугово-степных видов: *Scabiosa ochroleuca* L., *Festuca valesiaca* Gaudin, *Achillea nobilis* L. Ранее отмечался для Севского р-на. Здесь же в пойме р. Усожа отмечена *Carex distans* L.

Alopecurus arundinaceus Poir. Карачевский р-н, с. Юрасово, по низинам в пойме р. Снежеть. Ранее отмечался для Севского р-на, в пойме р. Сев (Булохов и др., 1981).

Festuca altissima All. Суземский р-н, госзаповедник «Брянский лес», в дубняке липняково-волосистоосоковом. Отмечен также для Дятьковского и Трубчевского районов.

Lerchenfeldia flexuosa (L.) Schur. Карачевский р-н, госзаповедник «Брянский лес», кв. 14; Суземский р-н, у с. Рясник, в сосняке брусничном. Ранее отмечен в Рогнединском и Брянском районах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Булохов А. Д., Величкин Э. М., Харитонцев Б. С. Новые материалы к флоре Брянской области // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 5. С. 750—754. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. Л.: Колос, 1964. 880 с. — *Хитрово В. Н.* Материалы к познанию флоры Орловской губернии. Киев, 1907. Вып. 6. С. 38. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Брянский педагогический институт.

Получено 14 IV 1989.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 581.5

Ю. В. Титов

АНАЛИЗ ЭКОНИШ ВИДОВ В УДОБРЯЕМОМ ЛУГОВОМ СООБЩЕСТВЕ

YU. V. TITOV. THE ANALYSIS OF ECOLOGICAL NICHES OF SPECIES IN FERTILIZED MEADOW COMMUNITY

Изложен метод количественной оценки эконищ видов в луговом сообществе по экологическим и структурным признакам растений, адекватным антропогенному воздействию. Метод позволяет провести объективный отбор признаков, обеспечивающих видам устойчивость к антропогенному фактору, и прогнозировать их состояние в луговом сообществе.

При разработке теории устойчивости растительных сообществ к антропогенному прессу полезно использовать понятие «экологическая ниша». Это особенно актуально при изучении реакции луговых сообществ на антропогенные воздействия, так как эти сообщества организованы в значительной степени внешними по отношению к ним факторами.

В последние 20 лет в литературе интенсивно обсуждаются различные аспекты проблемы экологической ниши — ширина ниш, перекрывание ниш и возможность использования этих параметров при объяснении конкурентного исключения и сосуществования видов в сообществах (Colwell, Futuyama, 1971; Hurlbert, 1978; Abrams, 1980; Aarssen, 1983; Schoener, 1983; Заугольнова, Щербакова, 1985; Онипченко, 1987, и др.). Для изучения реакции и устойчивости луговых видов к антропогенному прессу в условиях сообщества наиболее интересны представления о фундаментальной и реализованной нишах вида (Hutchinson, 1957; Пианка, 1981). Хотя фундаментальная ниша является абстракцией, поскольку нам не известны значения всех факторов (условий), необходимых для существования вида, ее все же можно отождествить с областью существования вида по важнейшим экологическим факторам и использовать для прогноза реакции вида на заданный антропогенный режим. Реализованная ниша дает возможность оценить состояние вида в сообществе при действии антропогенного фактора. Сравнение фундаментальной и реализованной ниш вида позволяет подойти к оценке режимов среды и значения отдельных признаков вида в обеспечении его устойчивости к антропогенному воздействию.

В подавляющем большинстве работ экологическую нишу вида оценивают не по ресурсам (факторам) среды, а по функциональным и структурным признакам растений, адекватным (чувствительным) тем или иным ресурсам. Это обусловлено тем, что в природных условиях невозможно количественно определить потоки ресурса в системе растение—среда и признаки вида закреплены в его генофонде и имеют вполне определенную амплитуду изменчивости, гораздо меньшую, чем параметры самой среды.

Исходя из этих соображений, я предлагаю под экологической нишей понимать совокупность структурных и функциональных признаков вида, проявляющихся в онтогенезе, которые выработались в процессе его эволюции и отражают

требования вида к среде, в которой он может успешно произрастать и размножаться (Титов, 1988). Это определение близко к пониманию экологической ниши некоторыми исследователями (Elton, 1927; Работнов, 1973; Одум, 1975; Пианка, 1981).

Экологическую нишу вида можно охарактеризовать большим числом его признаков. Это обстоятельство затрудняет использование понятия экониша при фитоценологических исследованиях. Анализ эконищ видов значительно упрощается, если они подвергаются действию какого-нибудь одного сильного природного или антропогенного фактора. В этом случае эконищи видов достаточно сравнивать по небольшому числу признаков, имеющих адаптивное значение или адекватных действующему фактору. Задача состоит лишь в том, чтобы правильно выбрать эти признаки и сравнить их количественно. Реакция видов на фактор будет оцениваться по разнице фундаментальной и реализованной ниш, которые также следует определять по выбранным признакам.

Приведем пример анализа эконищ видов, который мы провели при изучении реакции мелкозлаково-разнотравного деградированного суходольного сообщества на дерново-подзолистой тяжелосуглинистой глееватой почве (Отрадное, Ленинградская обл.) на минеральные удобрения и 2-кратный режим скашивания травостоя. Годовая доза удобрений составила в кг/га: в 1974 г. — $N_{300}P_{180}K_{240}$, а с 1975 г. — $N_{150}P_{90}K_{120}$. Удобрения вносили дважды в год: 60 % нормы весной и 40 % по отаве. Первое скашивание травостоя проводили в конце июня — начале июля, второе — во 2-й половине августа.

К 1980 г. общее число видов на участке уменьшилось более чем в 2 раза, продуктивность травостоя увеличилась в 2.5 раза. На участке сформировалось сообщество Alopecurus pratensis+Dactylis glomerata с примесью *Alchemilla monticola*, *Geranium sylvaticum*, *Galium mollugo*. Реакцию отдельных видов на минеральные удобрения и 2-кратный режим скашивания изучали не только в указанном сообществе, но и в сеяных травосмесях, в чистых и 2-компонентных посадках видов на питомнике, методом трансплантации растений из питомника в ценоз и обратно. В результате этих исследований было установлено, что основными признаками видов, определяющими их устойчивость в сообществе на фоне удобрений, являются: отзывчивость к удобрениям, главным образом азотным, теневыносливость, отавность, высота побегов и период интенсивного роста побегов в вегетационном сезоне. К ним можно отнести также особенности корневой системы, главным образом способность к образованию придаточных корней в приповерхностном слое почвы, и вегетативную подвижность (Реакция суходольного луга. . ., 1987).

По этим признакам сравним 17 наиболее распространенных видов в мелкозлаково-разнотра́вном сообществе. Для этого каждый признак будем оценивать по классам значений, как это было сделано И. А. Банниковой с соавторами (1986) при анализе эконищ видов степей Восточного Хангая. Примем 9 классов значений, объединенных в 3 группы, и условимся, что с увеличением индекса класса возрастает значимость признака или его роль в обеспечении устойчивости вида в сообществе на фоне минеральных удобрений с 2-кратным скашиванием травостоя. Виды можно сравнивать между собой по классам значений, если имеется достаточно полная информация о признаке, и по группам классов, если информации о признаке недостаточно. В последнем случае виды можно сравнивать по среднему классу значений для каждой группы, т. е. в 2, 5 и 8 баллов. В табл. 1 приведено полученное таким образом распределение видов по классам значений признаков.

По отношению к азотным удобрениям виды распределены на основании литературных (Klapp, 1965; Работнов, 1985) и экспериментальных (Реакция суходольного луга. . ., 1987) данных.

По высоте побегов, вегетативной подвижности и срокам разгара цветения виды распределены по классам значений на основе данных В. Н. Макаревич

ТАБЛИЦА 1

Распределение видов суходольного луга по классам значений признаков

Группы классов	Классы значений	Отзывчивость к азотным удобрениям	Высота растений	Теневыносливость	Отавность	Сроки разгара цветения	Способность к образованию придаточных корней	Вегетативная подвижность
I	1	—	—	—	11, 14	14	—	13, 14
	2	12, 14, 17	8, 13, 14	4, 5, 12, 16	9, 12	9	12, 13, 14, 15, 16, 17	9
	3	15, 16	7, 15, 16	—	10, 13	—	—	16
II	4	8	10, 17	—	17	3, 4, 7, 17	—	3, 5, 12
	5	7, 9, 11	5, 6, 11, 12	1, 2, 3, 7, 8, 9, 11, 14, 15, 17	7, 8	2, 6, 10, 12, 15	7, 8, 9, 10, 11	1, 2, 8, 11
	6	6, 10, 13	4	—	15	16	—	4
III	7	5	9	—	16	1, 5, 11	—	6, 10
	8	1, 3, 4	1, 3	6, 10, 13	1, 3, 5	8, 13	1, 2, 3, 4, 5, 6	7
	9	2	2	—	2, 4, 6	—	—	15, 17

Примечание. Виды: 1 — *Alopecurus pratensis*, 2 — *Dactylis glomerata*, 3 — *Phleum pratense*, 4 — *Agrostis tenuis*, 5 — *Anthoxanthum odoratum*, 6 — *Poa pratensis*, 7 — *Achillea millefolium*, 8 — *Alchemilla monticola*, 9 — *Centaurea jacea*, 10 — *Galium mollugo*, 11 — *Geranium sylvaticum*, 12 — *Leucanthemum vulgare*, 13 — *Taraxacum officinale*, 14 — *Leontodon autumnalis*, 15 — *Lathyrus pratensis*, 16 — *Trifolium pratense*, 17 — *Vicia cracca*.

(1970), А. О. Джалиловой (1978), В. П. Кирилловой (1978) и наблюдений, проведенных автором. Признаки с классами значений 1—3 присвоены видам с высотой побегов до 30 см, розеточным, вегетативно неподвижным или малоподвижным, с разгаром цветения позже 20 июля. С признаками, имеющими классы значений 4—6, объединены виды с высотой побегов до 70 см, короткокорневищные и корнеотпрысковые, средней вегетативной подвижности, с разгаром цветения в период с 20 июня до 20 июля, а с классами значений 7—9 — виды с высотой побегов выше 70 см, длиннокорневищные, цветущие до 20 июня. У всех изученных видов интенсивный рост побегов начинается незадолго до цветения и заканчивается в конце цветения, поэтому сроки разгара цветения характеризуют периоды интенсивного роста побегов в вегетационном сезоне.

По признаку отавности виды распределены по литературным данным (Клапп, 1961; Работнов, 1974, 1985). Деление видов по теневыносливости и способности к образованию придаточных корней (свойствам, имеющим важное значение в усвоении видом удобрений, вносимых на поверхность почвы) удалось провести только по группам классов. При этом сначала выделяли виды с крайними значениями признаков, по которым есть литературные данные (Работнов, 1974, 1985), а остальные виды относили к группе со средними значениями признаков.

Данные табл. 1 характеризуют экониши видов по 7 признакам, имеющим приспособительное значение для них к существованию в сообществе на фоне минеральных удобрений с 2-кратным скашиванием травостоя. Виды, характеризующиеся низкими значениями этих признаков, очевидно, имеют более низкую потенциальную конкурентную способность или потенциальную устойчивость в сообществе, чем виды с высокими значениями признаков. По данным табл. 1 можно количественно определить потенциальную устойчивость видов.

Используя разработанный С. Б. Стефановым (1974) метод системного синтеза, переводим данные табл. 1 в матрицу отношений, т. е. каждый вид сравниваем с остальными по изученным признакам по принципу «больше», «меньше». По сумме отношений со знаком (+), сумме отношений со знаком (—) и общей

сумме отношений (в нашем случае 112 для каждого вида) по формулам определяем коэффициенты отличий (КО) для каждого вида.

$$\text{КО}_+ = \frac{\Sigma_{\text{отн}+}}{\Sigma_{\text{отн}}}, \quad \text{КО}_- = \frac{\Sigma_{\text{отн}-}}{\Sigma_{\text{отн}}}. \tag{1}$$

Отложив коэффициенты отличий в системе прямоугольных координат, получаем пространственное распределение видов в поле сходства—отличий (рис. 1). Виды, характеризующиеся более высокими значениями КО_+, должны обладать и более высокой потенциальной устойчивостью или жизненностью в сообществе на фоне удобрений.

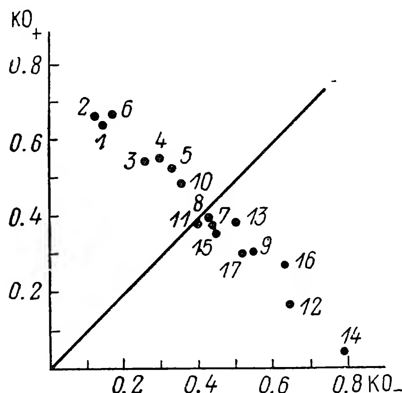


Рис. 1. Распределение видов мелкозлаково-разнотравного сообщества в поле сходства—отличий по 7 признакам.

Цифровые обозначения видов те же, что в табл. 1 и 2.

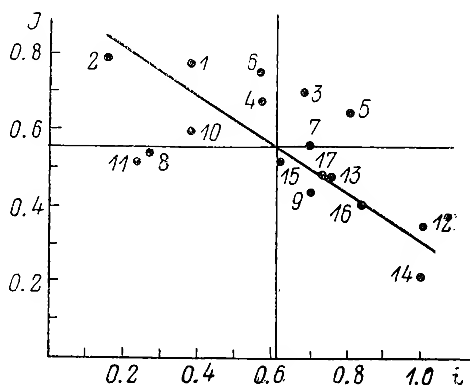


Рис. 2. Связь между индексом потенциальной устойчивости (I) и индексом обилия (i) видов при совместном произрастании на фоне минеральных удобрений.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Потенциальная устойчивость видов может быть также определена по формуле:

$$I_j = \frac{1}{m \cdot k} \sum_{i=1}^{m} a_{ij}, \tag{2}$$

где I_j — индекс потенциальной устойчивости j-вида, a_{ij} — класс значений i-признака у j-вида, m — число используемых признаков, k — число классов значений признака. Так, по данным табл. 1, индекс для *Alopecurus pratensis* составит 0.78, а для *Leontodon autumnalis* — 0.22.

Распределение видов в поле отличий (рис. 1) и расчетные индексы (уравнение 2) показывают, как отличаются экониши видов по изученным признакам. Эти данные характеризуют потенциальные возможности видов или нормализованные параметры их фундаментальных эконищ по изученным признакам, адекватным нашему воздействию на ценоз.

Принцип составления табл. 1 предполагает равнозначность признаков, т. е. одинаковый их вклад в обеспечение потенциальной устойчивости видов в сообществе на фоне удобрений. На самом деле изученные признаки неравнозначны, и не ясно, какой или какие из них окажутся решающими в определении жизненности того или иного вида при совместном их произрастании. Чтобы выяснить это, нужно сравнить индексы потенциальной устойчивости видов с их обилием в сообществе. Обилие видов в сообществе, безусловно, является наиболее объективным показателем их жизненности и конкурентной способности.

В. Д. Лопатин (1973) предложил способ оценки относительной конкурентной способности видов по их относительному обилию (% от массы травостоя) в луговых сообществах. Обилие видов оценивается по сумме мест 3 показателей: обилию за последний год наблюдений, сумме обилий за несколько лет наблюдений, разности обилий между последним и первым годом наблюдений. Чем меньше сумма мест по этим показателям, тем выше относительная конкурентная способность вида. В методе есть недостаток, касающийся вычисления третьего показателя обилия. Если относительное обилие вида сильно колеблется по годам, то разница обилия его в последний и первый год наблюдений будет неодинакова при смещении периода наблюдений на год и более. В этом случае вместо первого и третьего показателей обилия вида определяется один новый показатель — сумма отклонений обилия вида за каждый год от среднемноголетнего значения его обилия по формуле:

$$\sum_{j=1}^{n} (x_j - \bar{x})^2.$$

Однако в нашем случае этим недостатком метода можно пренебречь, так как он отразится только на вычислении обилия ежи сборной и лисохвоста лугового — абсолютных доминантов на удобряемом участке, масса которых варьирует по годам. Обилие остальных видов на фоне удобрений изменяется направленно или весьма незначительно, оставаясь в целом невысоким.

В табл. 2 приводится расчет методом Лопатина относительной конкурентной способности видов по их относительному обилию в крупнозлаковом сообществе на фоне удобрений за 1976, 1978 и 1980 гг. По сумме мест обилия для каждого вида вычислен нормализованный индекс обилия. Индекс обилия или относительной конкурентной способности рассчитывается по формуле:

$$i_j = \frac{n_j}{n_{\max}}, \quad (3)$$

где n_j — сумма мест по обилию j-вида, $n_{\max}$ — максимальная сумма мест по обилию среди изученных видов. Индексы обилия характеризуют реализованные возможности или реализованные экониши видов в сообществе на фоне удобрений.

На рис. 2 показана связь между индексом потенциальной устойчивости (I_j) и индексом обилия (i_j) для каждого вида. Положение каждого вида в системе прямоугольных координат на рис. 2 отражает соответствие (степень совпадения) его реализованной экониши в сообществе с фундаментальной эконишей вида по изученным признакам. Еще более наглядно это соответствие эконищ проявляется при сравнении характера распределения видов на рис. 1 и 2.

В поле сходства—отличий (рис. 1) выделяются 3 группы видов. Лисохвост луговой (1), ежа сборная (2) и мятлик луговой (6), характеризующиеся эконишами, наиболее адекватными режиму нашего воздействия на ценоз и фитосреде сообщества; тимофеевка луговая (3), полевица тонкая (4), душистый колосок (5) и подмаренник мягкий (10) также имеют достаточно высокие шансы быть устойчивыми в сообществе на фоне удобрений; остальные виды имеют низкую потенциальную устойчивость, особенно клевер луговой (16), поповник обыкновенный (12) и кульбаба осенняя (14).

Распределение видов на рис. 2 схоже с таковым на рис. 1, если сравнивать виды в пределах отдельных их групп — верховых, низовых злаков, бобовых, разнотравья. При таком способе сравнения мы избегаем влияния размеров (величины) растений на оценку относительной конкурентной способности видов. Верховые злаки на фоне удобрений будут иметь более высокое обилие по массе, чем низовые злаки, однако это не дает основания отнести все низовые злаки к слабоконкурентным. Сравнение обилия видов в пределах групп лучше харак-

ТАБЛИЦА 2

Вычисление индекса обилия или относительной конкурентной способности видов по сумме мест

№ п/п	Вид	Обилие в 1980 г.		Сумма обилий за 3 года		Разность обилий за 1980, 1976 гг.		Сумма мест	Индекс обилия
		%	место	%	место	%	место		
1	*Alopecurus pratensis*	47.1	1	148.2	1	—10.6	12	14	0.38
2	*Dactylis glomerata*	17.5	2	57.7	2	5.7	2	6	0.16
3	*Phleum pratense*	0.1	9	9.1	5	—7.8	11	25	0.68
4	*Agrostis tenuis*	1.3	7	3.5	8	0	6	21	0.57
5	*Anthoxanthum odoratum*	0	10	0.2	13	—0.1	7	30	0.81
6	*Poa pratensis*	1.6	6	5.9	6	—0.7	9	21	0.57
7	*Achillea millefolium*	0.3	8	2.8	9	—0.7	9	26	0.70
8	*Alchemilla monticola*	13.0	3	30.8	3	4.9	4	10	0.27
9	*Centaurea jacea*	0.1	9	3.7	7	—3.4	10	26	0.70
10	*Galium mollugo*	5.7	5	5.9	6	5.6	3	14	0.38
11	*Geranium sylvaticum*	8.4	4	14.4	4	7.2	1	9	0.24
12	*Leucanthemum vulgare*	0	10	0.1	14	0	13	37	1.00
13	*Taraxacum officinale*	0.1	9	0.6	11	—0.3	8	28	0.76
14	*Leontodon autumnalis*	0	10	0.1	14	0	13	37	1.00
15	*Lathyrus pratensis*	0.3	8	0.8	10	0.2	5	23	0.62
16	*Trifolium pratense*	0	10	0.1	14	—0.1	7	31	0.84
17	*Vicia cracca*	0.1	9	0.3	12	0	6	27	0.73

Примечание. Если вид отсутствовал в первый и последний годы наблюдений, то ему по разности обилий дается последнее место.

теризует их относительную конкурентную способность. Идентичность распределения видов на рисунках (в пределах групп) свидетельствует о правильном выборе признаков, характеризующих жизненность видов на фоне удобрений.

Вместе с тем положения некоторых видов на рис. 1 и 2 существенно различаются. Так, манжетка горная (8) и герань лесная (11) не относятся к сильным конкурентам на удобряемых суходольных лугах, индекс их потенциальной устойчивости чуть ниже среднего значения для нашей выборки видов, но по сумме мест обилия они близки к доминирующим верховым злакам. Эти рано цветущие виды избегают конкуренции с верховыми злаками и, следовательно, только один этот признак — сроки разгара цветения — обеспечивает им высокую жизненность в ценозе на фоне удобрений.

Мятлик луговой (6) и полевица тонкая (4) испытывают конкурентное давление со стороны верховых злаков, но достаточно устойчивы в удобряемом сообществе, а тимофеевка луговая (3) и душистый колосок (5), имеющие относительно высокие индексы потенциальной устойчивости, сильно угнетаются доминантами: первая — за счет ослабления при раннем скашивании, второй — вследствие низкой теневыносливости.

Лисохвост луговой (1) и ежа сборная (2) имеют разное обилие по сумме мест (табл. 2, рис. 2). Если же обилие этих видов рассчитать по двум смещенным периодам наблюдений, то они получают одинаковую сумму мест — по 8. Эти два вида наиболее конкурентоспособны и устойчивы в сообществе. Они относятся к одной экобиоморфе, которую на основе изученных нами признаков можно определить как «эунитрофильные рыхлокустовые верховые злаки раннелетнего срока цветения» (Титов, 1988).

Предложенный метод анализа связи между эконишами и относительной конкурентной способностью видов открывает ряд возможностей. С его помощью можно объяснить, за счет каких признаков обеспечивается конкурентная способность и жизненность видов, проводить отбор наиболее эффективных признаков видов, адаптивных к конкретным эколого-ценотическим ситуациям и антропогенным воздействиям.

Например, эти же виды нужно сравнивать уже по другим признакам, чтобы получить правильное представление об их относительной конкурентной способности на исходном деградированном лугу. Теневыносливость и высота растений здесь не имеют приспособительного значения, так как освещенность на поверхности почвы достигает 30 % и более. Вместо отзывчивости к азотным удобрениям нужно ввести признак «степень олиготрофности» вида, а также сравнить виды по способности к симбиозу с клубеньковыми бактериями и грибами (микотрофность). В значительной мере утрачивает здесь адаптивное значение для видов способность к образованию придаточных корней вследствие высокого насыщения корнями дернины, но приобретают важное значение общая мощность и глубина корневой системы, степень ее ветвления. Кроме вегетативной подвижности следует оценить семенное размножение видов, успешность которого зависит от семенной продуктивности, жизнеспособности семян и приживаемости всходов.

Анализируя тесноту связи между индексами потенциальной устойчивости и обилия видов, можно оценить вклад отдельных признаков в обеспечение жизненности вида, установить значение конкурентных отношений в его положении в сообществе. Предложенный метод полезен и для лучшего использования в фитоценологии физиологических и биохимических характеристик видов при комплексных стационарных исследованиях растительности. Метод предназначен в основном для причинного анализа реакции луговых видов и сообществ на антропогенные факторы, потому что они обладают выраженным направленным и аккумулятивным действием.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банникова И. А., Береснева И. А., Измайлова Н. Н. и др. Экологические аспекты экстраконтинентальных степей // Степи Восточного Хангая. М.: Наука, 1986. С. 162—171. — *Джалилова А. О.* Разнотравье // Продуктивность луговых сообществ. Л.: Наука, 1978. С. 135—143. — *Заугольнова Л. Б., Щербакова Е. Г.* Характеристика некоторых экологических свойств степных, лугово-степных и луговых растений в пределах одного сообщества // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90, вып. 6. С. 111—121. — *Кириллова В. П.* Бобовые // Продуктивность луговых сообществ. Л.: Наука, 1978. С. 115—135. — *Клапп Э.* Сенокосы и пастбища. М.: Сельхозгиз, 1961. 241 с. — *Лопатин В. Д.* Определение относительной конкурентной способности растений и ее изменение на сеяных лугах и под воздействием удобрений // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 6. С. 841—847. — *Макаревич В. Н.* Изменение состава и строения мелкозлаково-разнотравного сообщества в зависимости от различных мер воздействия // Луговой фитоценоз и его динамика. Л.: Наука, 1970. С. 54—146. — *Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с. — *Онипченко В. Г.* Механизмы обособления экологических ниш у наземных растений // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48, № 5. С. 687—695. — *Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с. — *Работнов Т. А.* Факторы устойчивости наземных фитоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78, вып. 4. С. 67—76. — *Работнов Т. А.* Луговедение. М.: Изд-во МГУ, 1974. 384 с. — *Работнов Т. А.* Экология луговых трав. М.: Изд-во МГУ, 1985. 176 с. — *Реакция* суходольного луга на минеральные удобрения / Под ред. В. И. Василевича. Л.: Наука, 1987. 160 с. — *Стефанов С. Б.* Морфокинетический синтез отношений пространственных и функциональных данных // Биофизика. 1974. Т. 19, № 5. С. 884—887. — *Титов Ю. В.* Организация и динамика луговых сообществ (при разных режимах хозяйственного использования): Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Л., 1988. 38 с. — *Aarssen L. W.* Ecological combining ability and competitive combining ability in plants toward a general evolutionary theory of coexistence in systems of competition // T. Amer. Natur. 1983. Vol. 122, N 6. P. 707—731. — *Abrams P.* Some comments on measuring niche overlap // Ecology. 1980. Vol. 61, N 1. P. 44—49. — *Colwell R. K., Futuyama D. J.* On the measurement of niche bredth and overlap // Ecology. 1971. Vol. 52, N 4. P. 567—576. — *Elton C. S.* Animal ecology. London: Sidgwick and Jackson, 1927. 200 p. — *Hurlbert S. H.* The measurement of niche overlap and some relatives // Ecology. 1978. Vol. 59, N 1. P. 67—77. — *Hurlbert S. H.* A gentle depilation of the niche: Dicean resourse sets in resourse hyperspace // Evolut. Theory. 1981. N 5. P. 177—184. — *Hutchinson G. E.* Concluding remarks. Cold Spring Harbor. Symp. // Quant. Biol. 1957. Vol. 22. P. 415—422. — *Klapp E.* Grünland Vegetation and Standart. Berlin; Hamburg, 1965. 240 S. — *Schoener T. W.* Field experiments on interspecific competition // T. Amer. Natur. 1983. Vol. 122, N 2. P. 240—285.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 X 1989.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57) : 582.26

ПАМЯТИ М. М. ГОЛЛЕРБАХА
(к годовщине со дня смерти)

E. A. SHTINA. IN THE MEMORY OF M. M. HOLLERBACH (TO THE ANNIVERSARY FROM HIS DEATH)

19 апреля 1989 г. на 82-м году жизни скончался заслуженный деятель науки РСФСР профессор, почетный член Всесоюзного ботанического общества Максимилиан Максимилианович Голлербах — выдающийся ученый-ботаник, учитель нескольких поколений советских альгологов, незаурядный, прекрасной души человек.

Максимилиан Максимилианович родился 2 июня 1907 г. в Царском Селе (г. Пушкин). Предки — выходцы из Германии, которые после разорения страны наполеоновскими армиями поехали в Россию в поисках работы. Прекрасные моральные и духовные качества М. М. сформировались в семье, очень дружной, центром которой была мать, по-настоящему интеллигентная женщина, с большой внутренней культурой, добрая и мудрая.

В личности М. М. были органически слиты светлый острый ум, сила духа, терпение и упорство в решении поставленных задач, доброта, человечность, внимание к людям и готовность прийти к ним на помощь, чувство ответственности за все творимое на земле — за семью, лабораторию, институт, нашу науку, за все многострадальное человечество, — качество, которое мы называем совестью русского интеллигента.

М. М. прожил долгую творческую жизнь, оказавшую огромное влияние на развитие отечественной альгологии, гидробиологии, почвоведения и других дисциплин.

В своей научной деятельности М. М. выделял некоторые основные периоды.

1. Школьный период. С 1920 г. он работал препаратором на Павловской экскурсионной станции под Ленинградом, возглавляемой И. И. Полянским. Здесь М. М. встретился с А. А. Еленкиным, который заинтересовал Голлербаха естествознанием и уже в 1921 г. привлек к работе в Отделе споровых растений Главного ботанического сада (ныне БИН). М. М. считал Еленкина не только своим учителем, но и лучшим другом всей жизни. В школьные годы (1923—1924) были опубликованы 4 статьи о синезеленых водорослях (две — в соавторстве с Еленкиным). Уже в это время определилось направление его будущей деятельности. В биографию М. М. вошел его рассказ о том, что налета водорослей, соскобленного мальчиком во время экскурсии с Еленкиным в Павловском парке, оказалось достаточно, чтобы на всю жизнь приковать его к водорослям.

2. Студенческий период (1924—1930). Высшее образование М. М. получил в Ленинградском университете по специальности «физиология растений» при кафедре С. П. Костычева. В это время М. М. продолжал работу у Еленкина,



изучая морфологию, систематику и биологию синезеленых водорослей и слизистых лишайников, опубликовал 6 статей и выступил с докладом на Всесоюзном съезде ботаников.

3. Период аспирантуры (1930—1933) под руководством А. Н. Данилова. Как вспоминал М. М., Данилов был приглашен Еленкиным с самого начала организации Отдела (вначале «Института») споровых растений для ведения экспериментальных работ по водорослям и лишайникам. Ему и поручил Еленкин руководство Голлербахом-аспирантом. Данилов порекомендовал взять в качестве диссертационной тему по почвенным водорослям. Аспирантская работа М. М. положила начало развитию почвенной альгологии в СССР.

В период аспирантуры началась также педагогическая (на кафедре общей биологии 1-го Ленинградского медицинского института) и научно-организационная (в качестве ученого секретаря Отдела споровых растений) деятельность М. М.

4. Довоенный период в Ботаническом институте (1933—1941 гг.) — период многогранной научной и педагогической деятельности. К этому времени расцвела еленкинская ленинградская школа альгологии, в которой интенсивно работали Еленкин и Данилов и ряд учеников Еленкина (Е. С. Зинова, И. А. Киселев, М. М. Голлербах, В. И. Полянский, Е. К. Косинская). Значительными достижениями того периода была публикация первых томов уникальной монографии Еленкина «Синезеленые водоросли СССР», в которой ряд разделов написан Голлербахом, публикация первых работ по почвенным водорослям, включая основополагающий труд «К вопросу о составе и распространении водорослей в почвах», и начало работы М. М. по изучению харовых водорослей.

5. Военный и послевоенный период, начавшийся трагическими событиями — блокадой Ленинграда, которую с трудом перенес умиравший от голода М. М., и смертью А. А. Еленкина в феврале 1943 г. С этого времени М. М. фактически возглавил в Ботаническом институте всю альгологию, а с апреля 1947 г. стал заведующим лабораторией альгологии. В годы войны (1944 г.) М. М. оформил и защитил докторскую диссертацию на тему «Проблема почвен-

ных водорослей и почвенные водоросли СССР» (степень кандидата биологических наук была присуждена в 1935 г. по совокупности работ).

В сороковые годы еще продолжалась преподавательская работа М. М. в 1-м Ленинградском медицинском институте, в Ленинградском городском институте усовершенствования учителей, а с 1949 г. вся его деятельность была сосредоточена в Ботаническом институте (один год — 1959—1960 — в связи со смертью В. И. Полянского М. М. заведовал кафедрой низших растений ЛГУ).

Последующие годы были для М. М. годами многогранной научной и научно-организационной деятельности. Три десятилетия (1947—1979) он заведовал лабораторией альгологии, при этом с 1963 по 1969 г. одновременно был заведующим Отделом низших растений БИН АН СССР. С 1980 г. М. М. перешел на должность старшего научного сотрудника, позднее — профессора-консультанта.

Таким образом, с 1921 по 1989 г. — более 65 лет — жизнь и деятельность М. М. была связана с Отделом низших растений и особенно с лабораторией альгологии БИН АН СССР. В этой деятельности трудно разграничить личную исследовательскую, экспериментальную работу и так называемую научно-организационную работу, приводящую в действие многочисленные, хотя и небольшие, коллективы альгологов, рассеянных по всей стране. Остановимся на основных направлениях научных интересов М. М., на темах, которые он разрабатывал лично: 1) систематика синезеленых; 2) почвенные водоросли; 3) харовые водоросли — систематика и флора.

В области систематики синезеленых М. М. много сделал как в разработке таксономии отдельных групп синезеленых, так и в составлении филогенетической системы синезеленых, нашедшей отражение в выпуске «Синезеленые водоросли» из серии «Определитель пресноводных водорослей СССР» (1953). В последнее время М. М. в ряде публикаций и выступлений отстаивал «водорослевую природу» этой группы организмов. Он не принял предложение микробиологов об отнесении синезеленых к миру бактерий под названием «цианобактерии». Еще в 1964 г. в совместной с Э. Г. Кукком статье, посвященной положению синезеленых водорослей в системе растительного мира, проводилась мысль, что бактерии и синезеленые водоросли — две самостоятельные ветви развития, несмотря на черты сходства в строении их протопластов. М. М. стоял на точке зрения биологического единства низших хлорофиллоносных растений, невзирая на различие в клеточном строении.

Разработка систематики синезеленых водорослей привела М. М. к обсуждению общебиологических проблем филогении растений, происхождения эукариотической клетки (теория симбиогенеза) и к критическому рассмотрению современных тенденций в филогенетике водорослей. Этим вопросам посвящен ряд статей М. М., в том числе написанная вместе с Т. В. Седовой «Симбиоз у водорослей» (1974), где авторы считают гипотезу симбиогенеза недостаточно обоснованной, поскольку «логические построения пока явно преобладают над фактами». В выступлениях последних 25 лет М. М. неоднократно отмечал забвение филогенетических представлений при построении ряда современных классификаций водорослей — на уровне отделов, классов, порядков и семейств, выражал тревогу по поводу того, что в советской альгологической литературе явно недостаточно работ, посвященных основам филогенетической систематики водорослей. О необходимости разработки теоретических проблем в альгологии, о методологическом подходе к применению новых методов систематики М. М. говорил и в последнем выступлении на VIII Делегатском съезде ВБО 30 VIII 1988 г. в Алма-Ате. Он резко выступил против попыток «дробить царства» и считал наиболее правильным деление организмов по Аристотелю на два царства — растения и животные.

Второе направление работ М. М. Голлербаха — исследование почвенных водорослей. Начатое в аспирантские годы, оно вылилось сначала в написание

докторской диссертации, а затем в создание самобытной отечественной почвенно-альгологической школы. Несколько десятков публикаций, включающих две монографии и статью в американской «Encyclopedia of Soil Science», отражают широкий диапазон почвенно-альгологических работ от флористики и систематики до вопросов практического использования почвенных водорослей. Широкое теоретическое освещение проблемы, подробный обзор мировой литературы и тщательная разработка методики сделали работы М. М. основой и одновременно толчком для дальнейших исследований. В нескольких сотнях публикаций многих авторов были подтверждены и развиты идеи М. М.

М. М. как лидер почвенной альгологии хорошо видел ее перспективы, достижения и упущения и многократно — в докладах, в резолюциях конференций — предлагал программу развития этого раздела альгологии, тесно связанного с проблемами почвоведения и микробиологии. Особого внимания заслуживает проблемная статья М. М. «Флористические методы в почвенно-альгологических исследованиях и их значение в биодиагностике почв» (1976). Предложения статьи до сих пор не получили достаточного развития и реализации.

Интересны экспедиционные исследования М. М., проведенные в экстремальных условиях, где наземные водоросли являются важными, а иногда единственными продуктами экосистем. Так, в 1951 г. проведено комплексное исследование водорослей и их роли на такырах Туркмении. В 1956—1957 гг. М. М. одним из первых ботаников участвовал в экспедиции в Антарктиду и был потрясен ее уникальной природой, которую назвал стихией наземных водорослей и лишайников. Несмотря на расширяющиеся и углубляющиеся исследования почвенных водорослей Антарктиды в последние 30 лет, первые описания, сделанные М. М., остаются наиболее точными и яркими, поскольку написаны не просто квалифицированным специалистом, а ботаником широкого профиля, натуралистом в лучшем смысле этого слова.

Третье направление исследований М. М. — планомерное изучение флоры и систематики харовых водорослей, начатое в 1935 г. Как систематик еленкинской школы М. М. обратил внимание на слабую изученность флоры харовых водорослей в СССР и счел необходимым провести специальные исследования этой своеобразной группы водорослей, обойденной вниманием альгологов. Монографическая обработка харовых водорослей потребовала как обобщения опубликованных данных, представленного в виде статей 1940—1941 гг. и завершившегося «Систематическим списком харовых водорослей, обнаруженных в пределах СССР по 1935 г. включительно» (1950), так и изучения гербария БИН и присылаемых коллекций. В 1938 г. была предпринята специальная экспедиция на озера Южного Урала. Таким образом, были уточнены и описаны новые для науки виды, выявлены виды и формы, ранее для СССР не известные. Итогом работ М. М. как одного из ведущих харологов мира стали «Определители харовых водорослей» (в серии «Определитель пресноводных водорослей СССР» — в соавторстве с Л. К. Красавиной, в серии «Визначник прiсноводних водоростей УРСР» — в соавторстве с Г. М. Мордвинцевой), около 20 статей по проблемам филогении и систематики харовых, а также подготовка специалистов-харологов.

Десятилетия интенсивного труда, отмеченные большими достижениями в разных разделах альгологии, открыли новые направления науки, принесли М. М. широкое признание и поставили его имя в ряд ведущих альгологов мира.

Однако роль М. М. в развитии ботаники далеко не ограничивалась перечисленными личными работами. Не меньшее, а, пожалуй, еще большее значение имела его научно-организационная деятельность как в период его официального руководства альгологической лабораторией, так и впоследствии, когда он остался неформальным патриархом альгологов Советского Союза и его организующая роль осуществлялась через личные контакты.

В начале работы на посту заведующего лабораторией альгологии (1947) перед М. М. стояла задача определения основных путей развития альгологии в СССР и в Ботаническом институте как головном ботаническом учреждении. Основными задачами были прежде всего преодоление существовавшего тогда непонимания значения альгологии и приближение ее к нуждам народного хозяйства. Тогда же определились 3 направления в работе лаборатории альгологии: 1) быстрое оформление сводных работ путем обобщения накопленных материалов; 2) разработка новых принципов и методов систематики отдельных, наиболее важных групп водорослей; 3) ликвидация «белых пятен».

Среди сводных работ следует отметить прежде всего задуманную совместно с В. И. Полянским серию «Определитель пресноводных водорослей СССР». Его выпуски стали настольными книгами каждого альголога и гидробиолога. «Определитель» — одна из важнейших частей научного наследия М. М. Голлербаха. Он лично участвовал в создании ряда выпусков, над большинством из них работал в качестве редактора. Заслуга М. М. была в том, что к работе над «Определителем» он привлек помимо сотрудников своей лаборатории ряд альгологов из других городов. Кроме того, М. М. редактировал и часть выпусков «Визначника прісноводних водоростей УРСР». К сожалению, издание «Определителя», начатое в 1951 г., затянулось. Очевидно, долг альгологов перед памятью М. М. — составить недостающие выпуски и тем завершить уникальное издание, ставшее библиографической редкостью.

Такой же настольной книгой альгологов стал и третий том «Жизни растений», посвященный водорослям. Много лет М. М. работал над его составлением и редактированием, объединив усилия специалистов-альгологов в написании отдельных глав книги.

Одновременно с «Определителем» БИН издает серию «Флора споровых растений», которую первоначально редактировал В. П. Савич, потом редакторские обязанности и усилия по составлению очередных томов по водорослям перешли к М. М.

Таким образом, за несколько десятилетий под руководством М. М. создана научная основа развития альгологических исследований — определители и флоры водорослей. Уместно напомнить, что в 30-е годы не было ни одного определителя водорослей на русском языке.

И еще одно ценнейшее наследие М. М. помогает в работе альгологам — это «Библиография советской литературы по водорослям», начатая в свое время Н. М. Гайдуковым, продолженная Еленкиным, а затем М. М., который участвовал в ее создании и как составитель, и как редактор, а особенно — как заинтересованный человек, организатор, умевший добиваться почти невозможного и доведший публикацию «Библиографии» до 1975 г. Вряд ли это издание, не имеющее себе равных в мировой литературе, будет продолжено, но все, кому доведется знакомиться с альгологическими трудами, вышедшими до 1976 г., с благодарностью вспомнят М. М.

Нельзя не упомянуть и популярные книги, написанные вначале совместно с Еленкиным и посвященные разным группам низших растений. Особое значение имеет изданная в 1951 г. книга «Водоросли, их строение, жизнь и значение», которая долгие годы являлась единственной русской книгой по альгологии. Написанная живо и интересно, она и теперь не утратила своей ценности.

Важнейшим условием развития альгологии М. М. справедливо считал воспитание кадров. Учитывая многогранность альгологии как комплекса наук, М. М. не только поддерживал разделы, лежащие за пределами традиционных направлений лаборатории альгологии, — палеоальгологию, генетику водорослей, физиологию, биохимию и цитологию, — но и стремился в самой лаборатории иметь специалистов разного профиля.

М. М. был непревзойденным редактором, владеющим безупречным литературным языком и не пропускавшим ни одного неудачного выражения, ни одного

фальшивого слова. В течение многих лет он работал членом редколлегии Ботанического журнала, был редактором — официальным или неофициальным — многочисленных изданий по разным разделам ботаники.

Фактически деятельность М. М. привела к формированию научной школы, в которую вошли не только воспитанники БИН, но и альгологи, получившие образование у других специалистов в разных городах — Киеве, Харькове, Москве, Новосибирске и др. Всех «голлербаховцев» объединяла преданность нашей непрестижной науке, беспредельное уважение и искренняя любовь к М. М., признание неписаных основных принципов его школы, среди которых были: научная порядочность, взаимное доверие, готовность всемерно помочь друг другу, внимание к молодежи и неприятие карьеризма и чванства.

М. М. щедро раздаривал окружающим свою мудрость и знания. И поэтому он стал признанным лидером альгологии в нашей стране — не по должности и званиям, а по духовному влиянию на людей. Встреча с ним становилась событием не только для его друзей, но и для малознакомых людей, попавших в сферу его влияния. Весь облик М. М., начиная с его звучного имени, привлекал внимание людей с первого взгляда — неординарная внешность (высокая подтянутая фигура, выразительное подвижное лицо с высоким лбом), его аристократические манеры, интеллигентность, необыкновенная доброжелательность и простота в общении с самыми разными собеседниками. Природа его обаяния — в сочетании блестящего ума, проникновенной мудрости и детской непосредственности. К образу М. М. удивительно подходит устаревшее ныне понятие — благородство.

М. М. любил людей, умел находить быстрое взаимопонимание, очень чувствовал обратную связь в личном ли разговоре или в публичном выступлении. Он тщательно отрабатывал любое выступление, проявляя этим уважение к аудитории. Он любил острое слово, умел им воспользоваться, поэтому был признанным блестящим оратором, выступления которого, даже официальные оппонентские отзывы, вызывали искренние аплодисменты. Неудивительно, что к нему тянулись люди, особенно молодежь. Особенно любил М. М. талантливых и по-настоящему деловых людей. Именно то, что он так много времени и сил отдавал руководству и помощи другим людям, сделало М. М. центральной фигурой в советской альгологии.

М. М. имел большую склонность к философии. Многие годы он начинал день с чтения философского журнала и в течение многих лет вел методологический семинар в Ботаническом институте. И еще: М. М. был настоящим коммунистом. Он говорил, что по своим идейным убеждениям готов хоть сейчас вступить в коммунистическое общество, понимая под «потребностями» минимум того, что необходимо человеку для жизни и творчества. Он свято верил в перестройку, с огромным интересом читал современные публикации, строил планы своего участия в перестройке и трудился до последнего дня. В портфеле, принесенном из больницы, оказались: рукопись «Определителя эдогониевых», письма, на которые он отвечал, находясь в больнице; выписанные из журнала стихи Р. Гамзатова и план так называемого «Дискуссионного листка», который он хотел организовать в БИН.

С М. М. Голлербахом уходит целая эпоха в альгологии — эпоха ученых, энциклопедически образованных, людей высочайшей культуры, фанатически преданных своему делу, настоящих интеллигентов, для которых смысл жизни — в творчестве, а не в карьере.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ М. М. ГОЛЛЕРБАХА [1]

1968. Важнейшие проблемы почвенной альгологии на современном этапе // Микроорганизмы в сельском хозяйстве: Тез. докл. II межвуз. науч. конф. М. С. 8—10. (Совместно с Э. А. Штиной.)

1969. Почвенные водоросли. Л.: Наука. 228 с. (Совместно с Э. А. Штиной.)

1970. Важнейшие проблемы почвенной альгологии на современном этапе // Микроорганизмы в сельском хозяйстве. Т. II межвуз. научн. конф. М. С. 38—51 (Совместно с Э. А. Штиной.)

1971. Водоросли. Сводный указатель к отечественной библиографии по водорослям за 1737—1960 гг. Л.: Изд-во БАН СССР. 623 с. (Совместно с Л. К. Красавиной.)

Место *Charophyta* в общем филогенезе водорослей и принципы их естественной классификации // IV Моск. совещ. по филогении растений: Тез. докл. М. С. 53—55.

1972. О некоторых современных тенденциях в филогенетике водорослей: Тез. докл. IV Закавказ. совещ. по споровым растениям. Ереван. С. 12—13.

О принципах составления определителя почвенных водорослей // Методы изучения и практического использования почвенных водорослей. Тр. Киров. с.-х. ин-та. Киров. С. 59—64.

1973. Актуальные проблемы изучения низших растений: Тез. докл. V Делегат. съезда ВБО. Киев. С. 290—292. (Совместно с А. Н. Окснером.)

Современные направления в морфологии и систематике харовых водорослей // Харовые водоросли и их использование в исследовании биологических процессов клетки. Материалы к Всесоюз. симпоз. по изуч. харовых водорослей (Вильнюс, 27 сент. 1973 г.). Вильнюс. С. 20—34.

1974. Изучение водорослей как компонента биогеоценоза // Программа и методика биогеоценологических исследований. М. С. 110—121. (Совместно с Э. А. Штиной.)

Памяти Владимира Ивановича Полянского // Актуальные проблемы биологии сине-зеленых водорослей. М.: Наука. С. 6—8.

Симбиоз у водорослей // Бот. журн. Т. 59, № 9. С. 1359—1374. (Совместно с Т. В. Седовой.)

Харовые водоросли Средней Азии с позиций современной таксономии *Charophyta* // V конф. по споровым растениям Средней Азии и Казахстана: Тез. докл. Ашхабад. С. 80—81.

1975. О новых семействах *Nitellaceae* и *Nitellopsidaceae* (*Charophyta*) // Нов. сист. низш. раст. Т. 12. С. 105—110. (Совместно с Л. К. Красавиной.)

1976. О филогенетическом подходе в трактовке таксонов рангом выше рода у водорослей // Материалы V Моск. совещ. по филогении растений. М. С. 38—40.

Флористические методы в почвенно-альгологических исследованиях и их значение в биодиагностике почв // Биологическая диагностика почв. М.: Наука. С. 60—61.

Экология почвенных водорослей. М.: Наука. 143 с. (Совместно с Э. А. Штиной.)

1977. Водоросли // Жизнь растений. М.: Просвещение. Т. 3. С. 7—376. (Совместно с К. Л. Виноградовой, А. М. Матвиенко, Н. И. Николаевым и др.)

Итоги и перспективы флористических исследований в почвенной альгологии // Развитие и значение водорослей в почвах Нечерноземной зоны. Материалы межвуз. конф. (Киров, 24—27 мая 1977 г.). Пэрмь. С. 12—13.

Некоторые актуальные проблемы систематики неподвижных одноклеточных и колониальных зеленых водорослей // Там же. Пермь. С. 135—137. (Совместно с В. М. Андреевой.)

1979. *Algae* // Encyclopedia of soil science. Stroudsburg (Pennsylvania). Pt 1. P. 29—36. (Совместно с Э. А. Штиной.)

1980. Зеленые, красные и бурые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. Л.: Наука. Вып. 13. 248 с. (Совместно с К. Л. Виноградовой, Л. М. Зауэром, Н. В. Сдобниковой.)

Принципы и методы использования почвенных водорослей для биоиндикации // Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. М.: Изд-во МГУ. С. 75—84. (Совместно с Э. А. Штиной.)

1983. Харовые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. Л.: Наука. Вып. 14. 190 с. (Совместно с Л. К. Красавиной.)

1986. Зеленые водоросли. Класс улотриксовые (1). Порядок улотриксовые // Определитель пресноводных водорослей СССР. Л.: Наука. Вып. 10. 360 с. (Совместно с Н. А. Мошковой.)

1987. О некоторых принципиальных вопросах в оценке состояния и перспектив развития альгологии в СССР // Актуальные проблемы современной альгологии: Тез. докл. I Всесоюз. конф. Киев. С. 7—8.

---

[1] Настоящий список продолжает библиографию, приведенную в статье И. И. Абрамова, Д. В. Лебедева, посвященной 60-летию М. М. Голлербаха. Бот. журн. 1968. Т. 53, № 9. С. 1334—1339.

1988. Об основных направлениях в изучении харовых водорослей в свете современных тенденций таксономической альгологии: Тез. докл. VIII Делегат. съезда ВБО. Алма-Ата. С. 114—115.

СПИСОК КНИГ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПОД РЕДАКЦИЕЙ М. М. ГОЛЛЕРБАХА

1971. Водоросли. Сводный указатель к отечественным библиографиям по водорослям за 1937—1960 гг. Л.: Изд-во БАН. 623 с.

1975. Андреева В. М. Род *Chlorella*. Морфология, систематика, принципы классификации. Л.: Наука. 100 с.

1977. Водоросли. Лишайники // Жизнь растений. М.: Просвещение. Т. 3. 487 с.

1987. Красавина Л. К., Цветкова Н. Н., Матвеевская И. Н. Библиография советской литературы по водорослям 1971—1975. Л.: Изд-во БАН СССР. 516 с.

Матвієнко О. М., Догадіна Т. В. Жовтозелені водорості // Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Київ: Наук. думка. Вип. 10. 512 с.

1979. Мошкова Н. О. Улотриксові водорості. Кладофорові водорості // Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Київ: Наук. думка. Вип. VI. 500 с.

1980. Новичкова-Иванова Л. Н. Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-Гобийской пустынной области. Л.: Наука. 255 с.

1981. Штина Э. А., Антипина Г. С., Козловская Л. С. Альгофлора болот Карелии и ее динамика под воздействием естественных и антропогенных факторов. Л.: Наука. 272 с.

1982. Паламарь-Мордвинцева Г. М. Зеленые водоросли. Класс Коньюгаты. Порядок Десмидиевые (2) // Определитель пресноводных водорослей СССР. Л.: Наука. Вып. 11. 620 с.

Споровые растения тундровых биогеоценозов // Тр. Коми фил. АН СССР. Сыктывкар. N 49. 108 с.

1983. Водоросли. Указатель к «Библиографии советской литературы по водорослям 1961—1970». Л.: Изд-во БАН. 460 с.

Красавина Л. К., Цветкова Н. Н., Матвеевская И. Н., Дмитриева Т. А. Библиография советской литературы по водорослям 1961—1970. Л.: Изд-во БАН. 580 с.

1984. Паламар-Мордвинцева Г. М. Кон'югати. Ч. 1. Мезотенієві, Гонатозигові, Десмідієві // Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Київ: Наук. думка. Вип. VIII. 512 с.

1985. Гецен М. В. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. Л.: Наука. 168 с.

1986. Паламар-Мордвинцева Г. М. Кон'югати. Ч. 2. Десмідієві // Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Київ: Наук. думка. Вип. VIII. 320 с.

Э. А. Штина.

Кировский сельскохозяйственный институт,
Киров.

Получено 13 X 1989.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524

В. В. Петров. Банк семян в почвах лесных фитоценозов европейской части СССР. — М.: Изд-во МГУ, 1989. 176 с.

T. A. KOMAROVA. *V. V. PETROV.* SEED BANK IN SO LS OF FOREST PHYTOCOENOSES OF THE EUROPEAN PART OF THE USSR. 1989

В воспроизведении популяций растений важную роль играют жизнеспособные семена, содержащиеся в почве в покоящемся состоянии. Они выполняют роль резерва, активизирующегося в случае нарушения растительного покрова и подстилки. Сведения о почвенном запасе семян, по мнению Т. А. Работнова (1981, 1986), могут быть использованы для выяснения прошлого, характеристики современного состояния и прогнозирования будущего фитоценозов.

Несмотря на общую длительную историю изучения почвенных запасов семян в лесных биогеоценозах разных стран мира начиная с конца прошлого столетия (Ретер, 1893—1894, цит. по: Работнов, 1986), отечественные исследования этого вопроса начаты только в середине текущего столетия. Первые исследования были предприняты в связи с решением вопроса о возможности использования семян древесных растений, находящихся в почве, для лесовозобновления на гарях и вырубках. Изучение же запасов семян всех видов высших растений в лесных почвах европейской части СССР было начато только с 60-х годов и затрагивало отдельные узкие регионы. Обобщающие монографические работы отсутствовали. В связи с этим следует отметить выход первой отечественной монографической работы В. В. Петрова, посвященной банку семян в почвах лесных фитоценозов европейской части СССР. Многолетними исследованиями автора охвачена обширная территория европейской части СССР в различных природных зонах (от тайги до лесостепи).

Книга начинается с краткого Введения, вслед которому идет глава «Обзор литературы о банке семян в почвах лесных фитоценозов». В этой главе дан обзор отечественных публикаций, охват литературы довольно полный. Материал изложен в критическом плане, указано, какие вопросы остаются наименее изученными. К сожалению, обзор зарубежных публикаций отсутствует, хотя, на наш взгляд, он был бы весьма целесообразен.

Далее следует глава «Методика изучения банка семян в почве», в которой кратко изложены основные способы изучения банка семян, применяемые в настоящее время, и описана методика, которой пользовался автор в своей работе. Петров использовал метод, названный Работновым (1982) «проращиванием семян в почве». Этот метод, по нашему мнению, обладает многими достоинствами, хотя и не позволяет выяснить запасы семян с исчерпывающей полнотой (как, впрочем, и все другие методы). Заслугой автора является то, что он исследовал почвенную толщу, разделив ее на отдельные слои по 2 см, что позволяет проследить особенности вертикального распределения семян в почве.

Основной, наибольшей по объему, является глава «Банк семян в почвах лесных фитоценозов европейской части СССР». В этой главе приведены данные по 29 лесным фитоценозам, расположенным в разных районах европейской

части СССР — от Ленинградской и Пермской областей на севере до Белгородской и Харьковской областей на юге. Были исследованы главным образом коренные и условно-коренные хвойные, хвойно-широколиственные и широколиственные леса.

Для каждого исследуемого фитоценоза приведены сведения о численности семян каждого вида и их вертикальном распределении в почве. Фактический материал по отдельным фитоценозам дан в виде таблиц, которые составлены по единому плану. Помимо сведений о банке семян дана краткая характеристика строения и состава лесных фитоценозов, что позволяет сравнить видовой состав растений современного фитоценоза с составом жизнеспособных семян, содержащихся в почве. К сожалению, характеристика исследованных фитоценозов недостаточно полная.

Опираясь на данные Работнова об автохтонных, реликтовых и инвазионных семенах, Петров делает попытку установить происхождение каждого исследованного фитоценоза и степень его нарушенности хозяйственной деятельностью человека. Такой анализ отсутствует во многих других публикациях разных авторов.

В следующей главе «Обсуждение результатов» автор на основании приведенного ранее фактического материала делает некоторые обобщения. В этом плане рассмотрены такие вопросы, как общая численность семян всех видов растений в почве, их видовой состав, особенности вертикального распределения, возраст семян, хранящихся в почве. Проведено сравнение запасов в почве хвойных и широколиственных лесов естественного происхождения, а также старых посадок ели. Сделан вывод о том, что многие особенности банка семян определяются не столько экологическими особенностями местообитания, сколько степенью антропогенной нарушенности лесного фитоценоза (сплошные рубки в прошлом и т. д.). Подчеркнуто, что в малонарушенных лесных фитоценозах общая численность семян относительно невелика и в почвенном банке присутствуют семена главным образом тех растений, которые образуют современный фитоценоз (автохтонные семена).

Сравнивая особенности послойного распределения семян в почве исследованных фитоценозов, автор выявил специфику хвойных лесов таежного типа, хвойно-широколиственных и широколиственных лесов. Установлено, например, что в хвойных лесах таежного типа подавляющее большинство семян сосредоточено в подстилке и самом верхнем слое минеральной почвы (0—2 см), причем семена не проникают в почву глубже 8—10 см. В дубравах же семена содержатся почти исключительно в минеральной почве и проникают до глубины 30 см. Эти особенности послойного распределения семян ранее не были известны. Установление таких закономерностей следует считать одним из существенных результатов работы Петрова.

В разделе «Выводы» в краткой форме изложены основные результаты исследования в виде 17 отдельных пунктов.

Далее следует список цитированной литературы, который насчитывает 57 наименований. Отечественная литература о банке семян в почвах лесов представлена в нем довольно полно, а зарубежные публикации учтены явно недостаточно.

В конце монографии дано «Приложение» — список видов растений, семена которых обнаружены в почвах лесных фитоценозов, рассмотренных в книге. В этом списке насчитывается более 130 видов. Для каждого из них указано, в каких фитоценозах встречены семена данного вида. Это позволяет судить о том, насколько широко распространены семена того или иного растения в почвах лесов. Названный список может представить собой справочный материал для специалистов, которые будут проводить исследования запасов семян в почвах лесов в дальнейшем.

Книга Петрова не лишена и некоторых недостатков. К их числу относится отсутствие точных документальных сведений об истории тех лесных участков, где проведены исследования банка семян. Автор использовал не вполне одинаковую методику сбора материалов (например, в разных случаях почвенный слой был исследован на разную глубину и т. д.). В данной работе желателен был бы более детальный сравнительный анализ с исследованиями других авторов. Однако несмотря на отмеченные недостатки, книгу Петрова в целом следует оценить положительно. Она, безусловно, полезна для исследователей лесов, существенно расширяет имевшиеся до сих пор представления о запасах семян в почвах лесных фитоценозов. Можно полностью согласиться с автором, что необходимо продолжение и расширение исследований подобного рода. Думается, автор прав, говоря о том, что изучение банка семян должно стать обязательным элементом комплексных стационарных исследований лесных биогеоценозов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Работнов Т. А. Жизнеспособные семена в составе ценотических популяций как показатель стратегии жизни видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86, вып. 3. С. 68—78. — *Работнов Т. А.* Жизнеспособные семена в почвах природных биогеоценозов СССР // Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. М.: Наука, 1982. С. 35—59. — *Работнов Т. А.* Жизнеспособные семена в почвах природных биогеоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91, вып. 3. С. 3—18.

Т. А. Комарова.

Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 20 III 1989.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

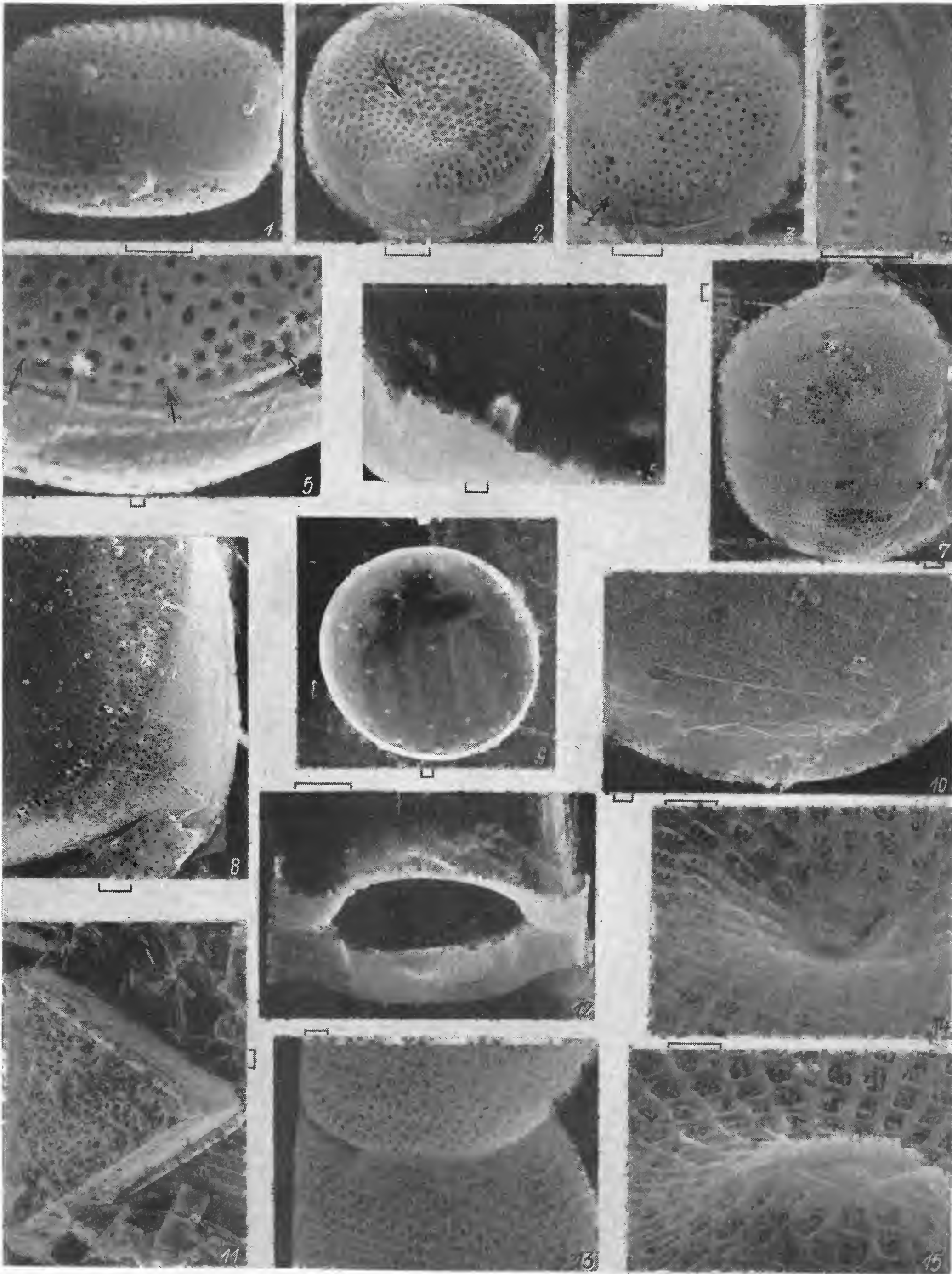


Таблица I.

1—6 — *Thalassiosira mala*: *1—3* — различные панцири (*2* — структура створки с центральным выростом с опорами, показан *стрелкой*; *3* — структура створки и наружное отверстие двугубого выроста, показан *стрелкой*), *4* — структура вальвокопулы, *5* — краевые выросты с опорами (*стрелки*), *6* — край створки с одним выростом с опорами и двугубым выростом с внутренней поверхности; *7*, *8* — *T. subtilis*: *7* — панцирь, *8* — край створки и загиб; *9*, *10* — *T. diporocyclus*: *9* — створка с внутренней поверхности, *10* — край створки и загиб с наружной поверхности; *11* — *Triceratium favus*: панцирь; *12—15* — *Eucampia zodiacus* f. *zodiacus* (две створки различных панцирей), *13* — место соединения двух створок, *14* — центр створки с наружной поверхности, *15* — центр створки с внутренней поверхности. СЭМ, шкала: *1—4*, *7—10*, *13—15* — 1 мкм; *5*, *6* — 0.1 мкм, *11*, *12* — 10 мкм.

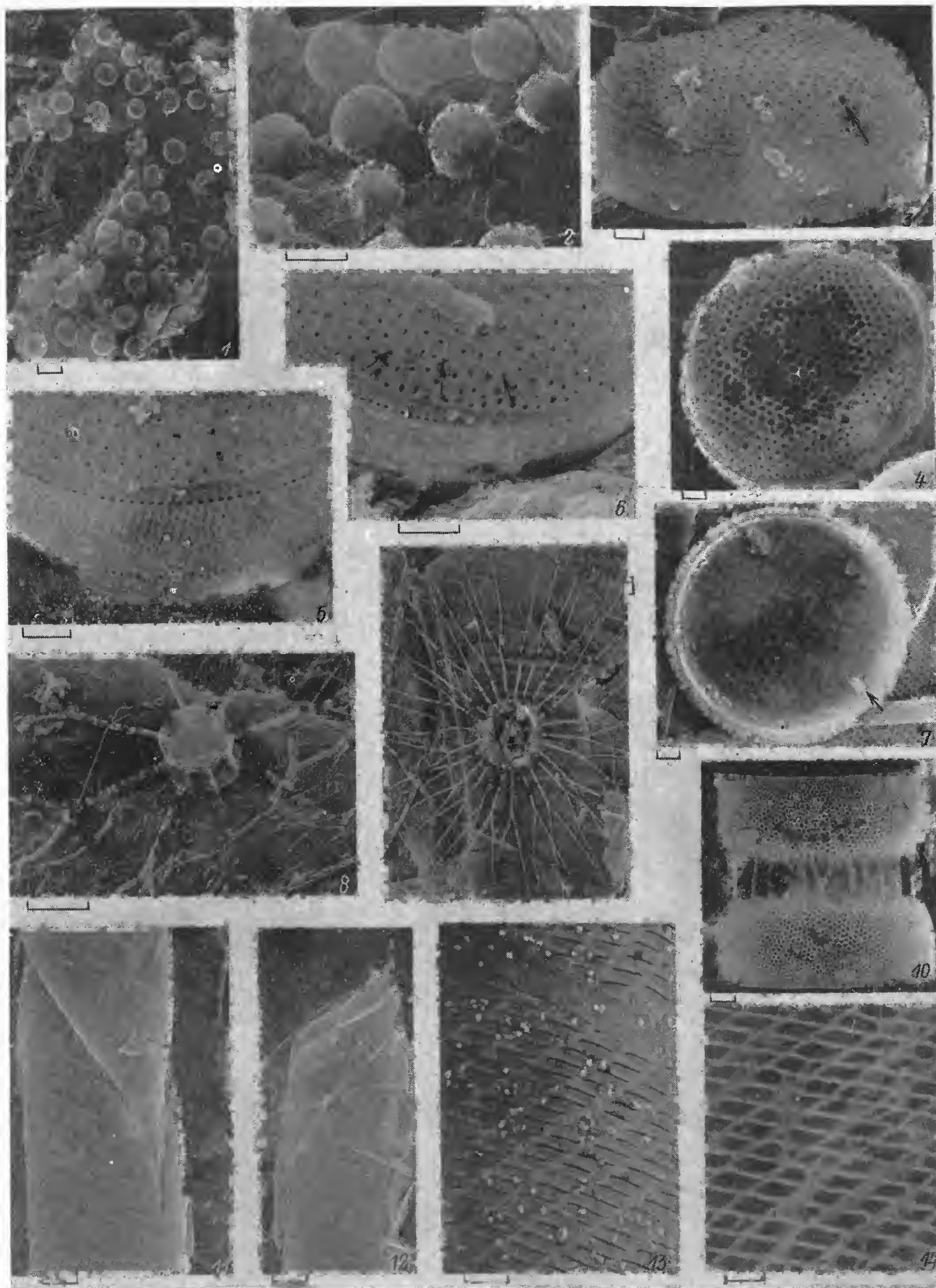


Таблица II.

1—7 — *Coenobiodiscus muriformis*: *1* — колония, *2* — часть колонии, *3* — створка с отверстием двугубого выроста (*стрелка*) и вальвокопулой, *4* — наружная поверхность створки, *5* — край створки с вальвокопулой и вставочным ободком, *6* — край створки с отверстиями выростов с опорами (*стрелки*), *7* — внутренняя поверхность створки, двугубый вырост (*стрелка*); *8* — *Bacteriastrum delicatula*: створка с внутренней поверхности; *9* — *Bacteriastrum hyalinum*: створка с внутренней поверхности; *10* — *Pyxidicula palmeriana*: две створки разных панцирей; *11—14* — *Rhizosolenia imbricata*: *11* — соединение двух створок, *12* — конец створки, *13* — часть ободка с наружной поверхности, *14* — часть ободка с внутренней поверхности. СЭМ, шкала: *1*, *2*, *8—12* — 10 мкм; *3—6*, *13*, *14* — 1 мкм.

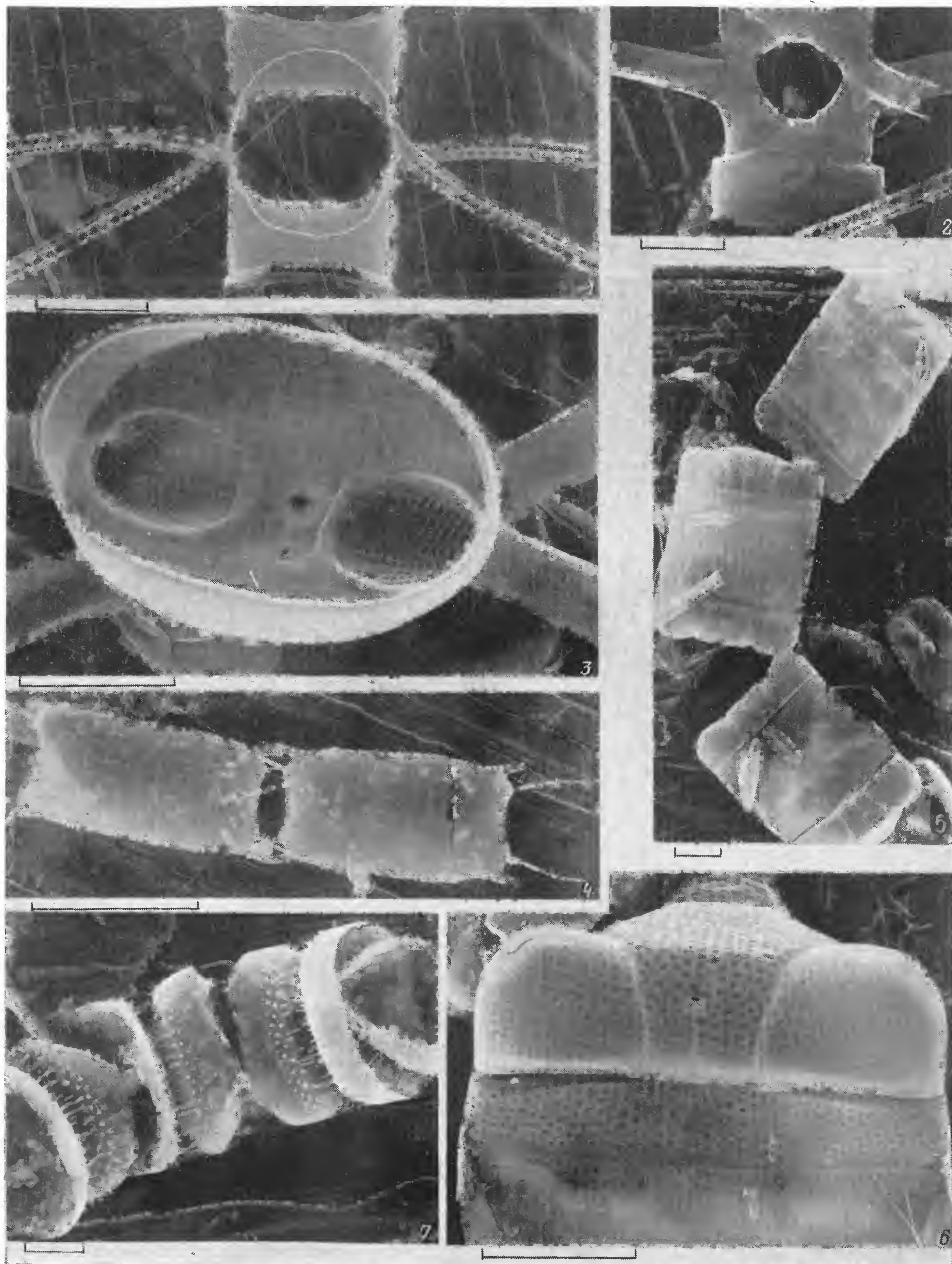


Таблица III.

1 — *Chaetoceros lorenzianus*: соединение двух створок; *2*, *3* — *Ch. rostratus*: *2* — соединение двух створок, *3* — створка с внутренней поверхности; *4* — *Biddulphia sinensis*: соединение двух панцирей; *5*, *6* — *B. alternans*: *5* — цепочка из 3 панцирей, *6* — структура створки и загиба; *7* — *Lauderia annulata*: цепочка. СЭМ, шкала: *1*—*7* — 10 мкм.

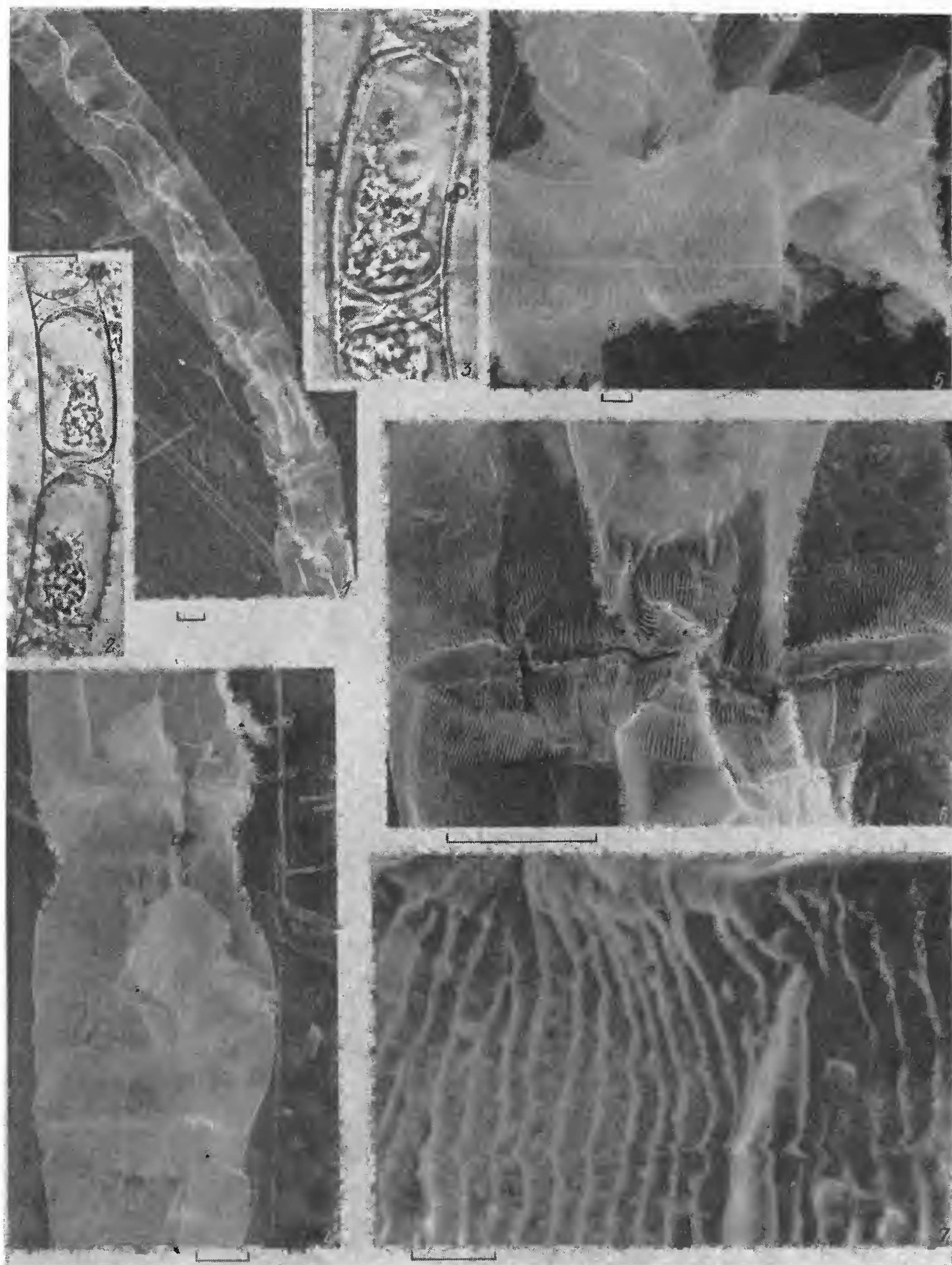


Таблица IV.

1—7 — *Bellerochea horologicalis*?: *1* — колония, *2—4* — часть колонии, *5* — слом панциря, *6* — место соединения панцирей, *7* — фрагмент загиба. *1*, *4—7* — СЭМ; *2*, *3* — СМ; шкала: *1—4*, *6* — 10 мкм; *5*, *7* — 1 мкм.

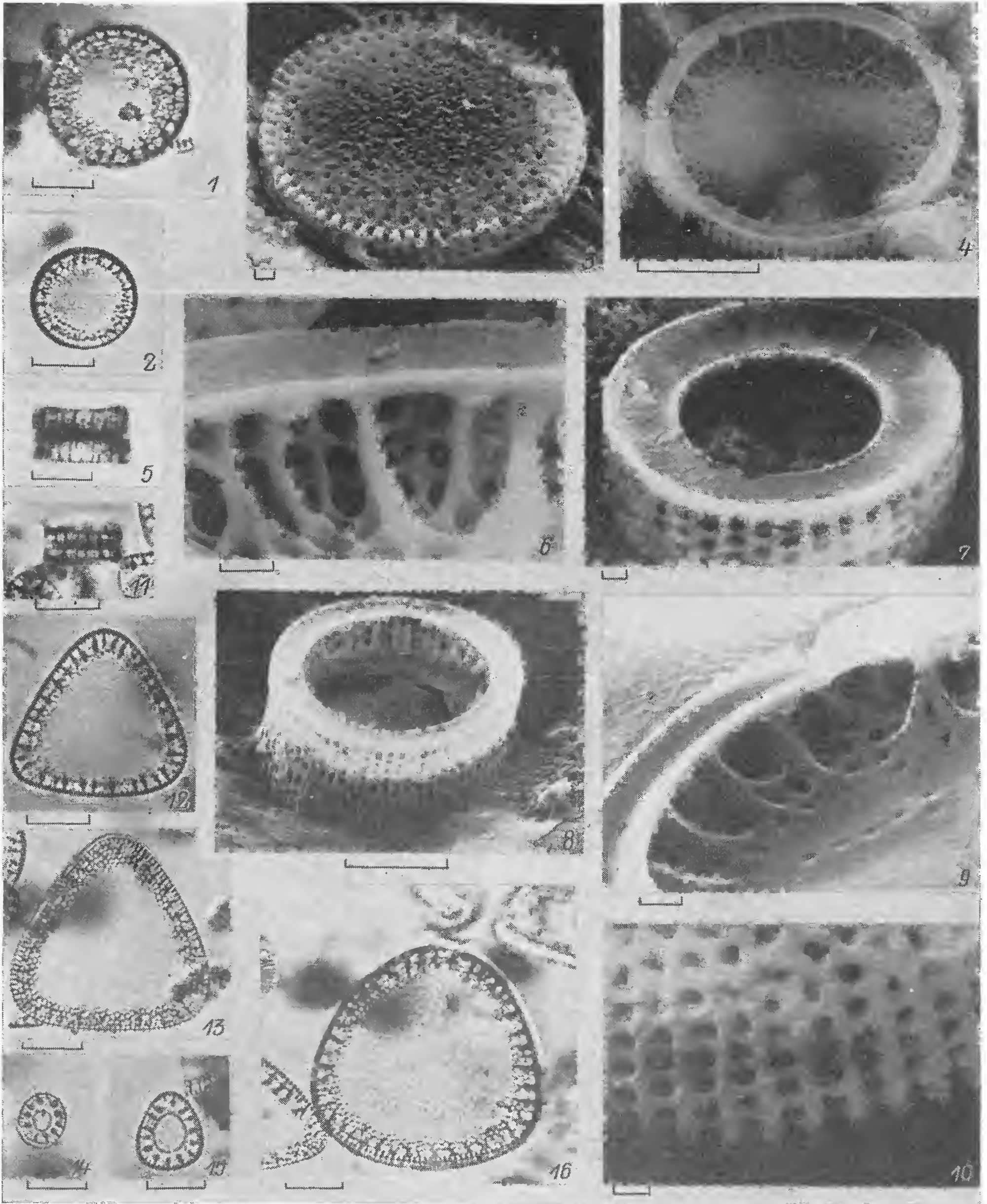


Таблица I. *Alveolophora jouseana* (*1—10*) и *A. antiqua* (*11—16*).

1—3 — лицевая часть створки с наружной поверхности; *4* — створка с внутренней поверхности; *5* — две створки соседних панцирей с загиба; *6*, *9* — часть створки с внутренней поверхности, двугубые выросты (?) в основании псевдоальвеол; *7* — створки с кольцевидной диафрагмой; *8* — две створки соседних панцирей со стороны внутренней поверхности и загиба; *10* — фрагмент загиба створки с наружной поверхности; *11* — две створки соседних панцирей с загиба; *12*, *13*, *16* — лицевая часть створки с наружной поверхности; *14*, *15* — кольцевидная диафрагма створок разных очертаний. *1—10* — миоценовые отложения Приморского края; *11—16* — миоценовые отложения Забайкалья. *1*, *2*, *5*, *11—16* — СМ; *3—10* — СЭМ. Шкала: *1*, *2*, *4*, *5*, *8* — 10 мкм; *3*, *6*, *7*, *9*, *10* — 1 мкм.

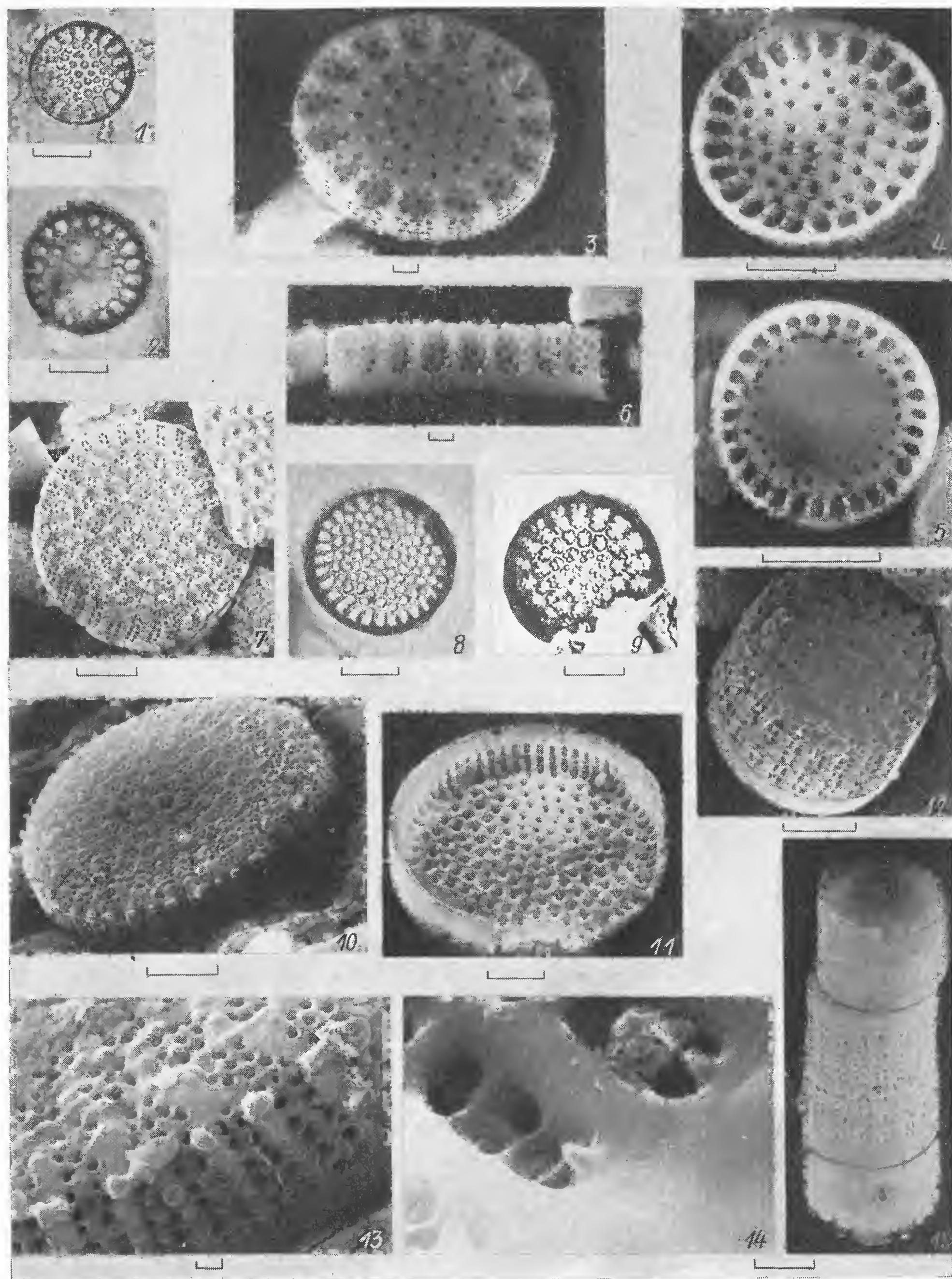


Таблица II. *Alveolophora areolata* (*1—6*) и *A. bifaria* (*7—15*).

1—2 — лицевая часть створки с различной структурой; *3* — структура лицевой части створки и загиба; *4, 5* — створки с разной структурой на внутренней поверхности; *6* — структура загиба; *7* — структура лицевой части створки и загиба; *8, 9* — лицевая часть створки с наружной поверхности; *10* — створка с обломанными соединительными шипами на границе лицевой части и загиба; *11* — створка с внутренней поверхности; *12* — створка с сильно окремневшей лицевой частью и высоким загибом; *13* — деталь структуры края лицевой части створки и загиба; *14* — камеры-альвеолы с двугубыми выростами; *15* — фрагмент колонии с остатками прозрачного чехла. *1—6, 8, 9* — миоценовые отложения Приморского края; *7, 10—15* — олигоцен—миоценовые отложения Пенжинской губы. *1, 2, 8, 9* — СМ; *3—7, 10—15* — СЭМ. Шкала: *1, 2, 4, 5, 7—12, 15* — 10 мкм; *3, 6, 13, 14* — 1 мкм.



Таблица I.

1—5 — *Alangium lenaense*, Западная Камчатка, бухта Подкагерная, иргирнинская свита (верхний эоцен), обр. 2136 (*1*), 2183 (*2*), 2181 (*3*), 2115 (*4*), кол. БИН 960-23; *5* — черешок, ×3; *2* — голотип.

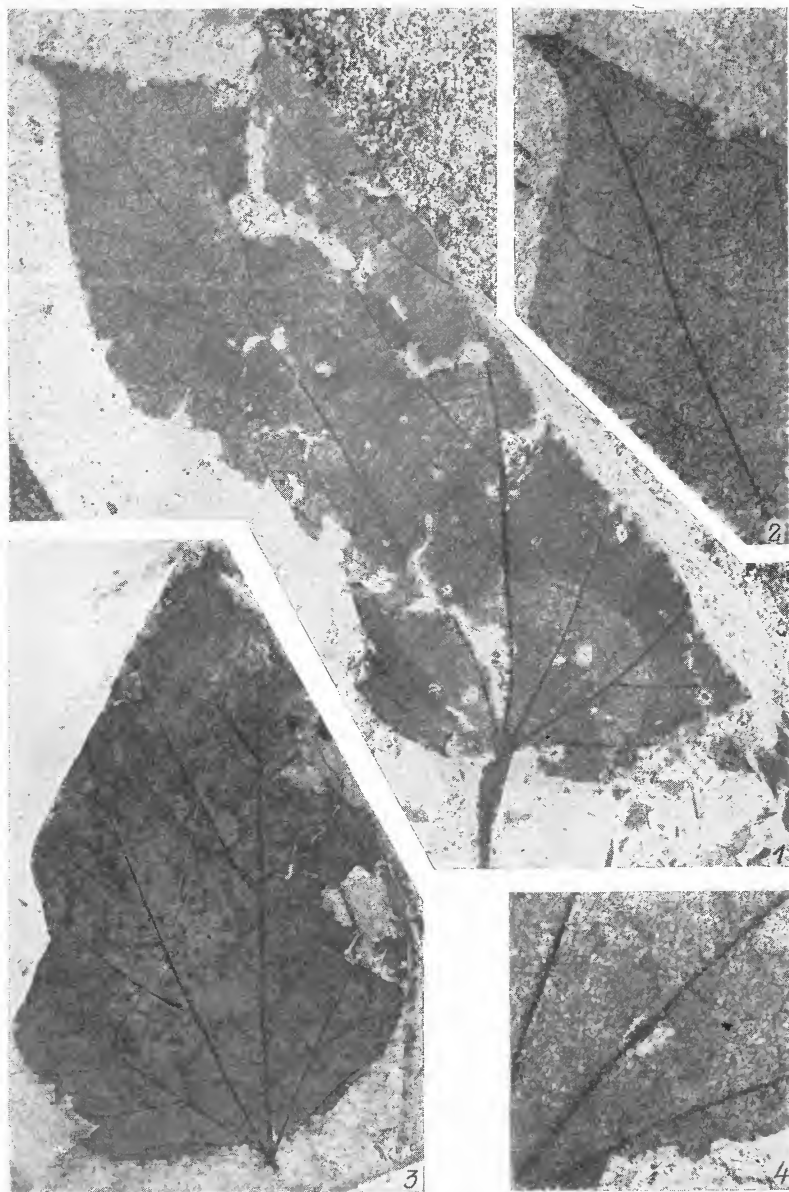


Таблица II.

1, *2* — *Alangium lenaense*, низовья р. Лены, Северный Хараулах, бассейн р. Кенгдей, Кенгдейская свита (верхний палеоцен — нижний эоцен), обр. 143, кол. БИН 959; *2* — зубцевидная лопасть, ×2. *3*, *4*— *Alangium lenaense*, Западная Камчатка, бухта Подкагерная, иргирнинская свита (верхний эоцен), обр. 2190, кол. БИН 960-23; *4*— сеть жилок четвертого порядка, ×3.

Комитет по вопросам экологии и рационального использования природных ресурсов Верховного Совета СССР приступил к работе над законами СССР об охране и рациональном использовании растительного мира и об особо охраняемых природных территориях. Всех читателей «Ботанического журнала», заинтересованных в работе над этими законами, прошу присылать свои предложения по адресу: Москва, Кремль, Верховный Совет СССР, Комитет по вопросам экологии, члену комитета Кузнецову Льву Александровичу.

Народный депутат СССР
Л. Кузнецов.

1 р. 90 к.

Индекс 70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал, 1990. Т. 75. № 4. 441—592.